ISSN 0388—841 X

南西海区水産研究所研究報告

第 30 号

LIBRARY
JUN 30 1997
National Marine Fisheries Service
2570 Dole Street
Honolulu, Hawaii

水産庁南西海区水産研究所
広島県大野町
1997年3月

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 1–218

LIBRARY
JUN 30 1997
National Marine Fisheries Service
2570 Dole Street
Honolulu, Hawaii

南西海区水産研究所研究報告

第 30 号

目　　次

河野　悌昌・花村　幸生・西山　雄峰・福田　雅明
瀬戸内海西部におけるサワラ資源の年齢組成の変化 …… 1

野村　恵一・阪地　英男・堀川　博史
土佐湾におけるハナイカ *Metasepia tullbergi* の生活史 …… 9

阪地　英男・林　　健一
日本周辺水域における *Metapenaeopsis gallensis* の初記録 …… 15

小出水規行
人為的環境改変の魚類資源への影響に関する数理学的評価手法 …… 21

佐藤　良三・神谷　直明・岡田　一宏・鯉江　秀亮
トラフグの PGM, IDH 及び MDH アイソザイムにおける遺伝子型の
分離比の検討 …… 91

鈴木　伸洋
天然トラフグにみられる間性生殖腺の組織学的検討 …… 101

薄　　浩則・浜口　昌巳・石岡　宏子
マガキ精液の長期凍結保存 …… 115

吉田　吾郎・寺脇　利信・吉川　浩二・有馬　郷司
広島湾大野瀬戸における秋に成熟するアカモクの初期生長と減耗 …… 125

吉田　吾郎・新井　章吾・寺脇　利信
広島湾大野瀬戸産ノコギリモク幼体の生長に及ぼす光量・水温の影響 …… 137

吉川　浩二
成熟母藻投入法と幼胚集積法によるオオバノコギリモク群落の形成 …… 147

寺脇　利信・重田　利拓・新井　章吾
燧灘における砂泥撹乱と植生 …… 163

今井　一郎・山口　峰生
大阪湾における海洋細菌の現存量と生産量 …… 173

松山　幸彦・内田　卓志
微細藻類を用いた二枚貝濾水量の簡便な測定法 …… 183

松山　幸彦・木村　　淳・藤井　　斉・高山　晴義・内田　卓志
1995年広島湾西部で発生した *Heterocapsa circularisquama* 赤潮の発生状況と
漁業被害の概要 …… 189

神山　孝史・玉井　恭一・辻野　　睦
海底堆積物からの栄養塩再生産過程に及ぼす底質・溶存酸素条件 …… 209

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 1–8 (1997)

瀬戸内海西部におけるサワラ資源の年齢組成の変化

河野　悌昌・花村　幸生・西山　雄峰・福田　雅明

Changes in the Age Composition of Japanese Spanish Mackerel, *Scomberomorus niphonius*, in the Western Seto Inland Sea, Japan

Naoaki Kono, Yukio Hanamura, Yuho Nishiyama and Masaaki Fukuda

Long term changes in the population structure of Japanese Spanish mackerel, *Scomberomorus niphonius* (Cuvier) in the western Seto Inland Sea are discussed based on fisheries statistics, together with CPUE (catch per vessel) analysis and age composition data from Kawarazu Fisheries Port in Hiuchi-Nada. The catch of Japanese Spanish mackerel in the western Seto Inland Sea showed a maxima in the 1980s, with the highest catch being 2,848 ton in 1980. Thereafter the total catch tends to decrease, and in 1994 it was only 14.7% of the 1980 level. The annual landings at Kawarazu varied between 6.5 and 92.7 ton from 1982-1995, and these values showed a positive correlation with catches for the entire western Seto Inland Sea (r=0.838, p<0.001). Analysis of CPUE showed a marked decrease from 1987 onward, and in 1995 it was at 17.4% of the 1987 level. Coinciding with this phenomenon, the catch and effort in 1995 (annual total vessels operated) also decreased to 7.3 and 42.1% of their 1987 level, respectively. Analysis of length frequency histograms revealed that the composition of fish of 2-years and older constituted 81.0–100% of the whole population before 1994, thereafter these fish constituted 59.5% in 1995, and subsequently to 26.1% in 1996. The age composition data from fish scale analysis also exhibited the same change in age composition structure, though only a slight difference is noted in the relative composition. Inversely, composition of 1-year old fish increased in recent years from a low level ranging 0–19.0% from 1986–1994, and comprised 40.5% in 1995 and 73.9% in 1996. There is a tendency of increasing total length of 1 and 2-years old fish with decreasing CPUE. All these facts suggest that the population level of Japanese Spanish mackerel in the western Seto Inland Sea has decreased significantly over the past ten years, and excessive fishing pressure is assumed to be the prime factor causing this reduction.

Key words: catch, age composition, Japanese Spanish mackerel, Seto Inland Sea

サワラ *Scomberomorus niphonius* (Cuvier) はサバ科に属し，体長で 1 m，体重は 8 kg に達する大型の魚種である。瀬戸内海（以下，内海と言う）のサワラには漁場の形成時期と移動様式から，東部（備讃瀬戸以東）と西部（燧灘および備後芸予瀬戸以西）の 2 系群の存在が推定されている（林ら 1919）。春（4～5 月）になると産卵親魚（2 歳魚以上）および索餌回遊魚（1 歳魚）が東は紀伊水道，西は豊後水道から内海に来遊する。また漁獲物の成熟状態（林ら 1919）や卵の分布状態（林ら 1919，水戸 1965，岸田 1988，岸田 1990）から，サワラは安芸灘から播磨灘に至る海域を中心に産卵し，この産卵回遊群が主たる漁獲対象とされてきた（岸田 1989）。

サワラは内海を代表する重要な漁業資源であることから，その漁獲量や資源量の動向が注目されてきたが（永井・岸田 1989），最近は漁獲

が著しく低迷している（永井ら 1996，武田 1996）。内海東部ではサワラ資源の開発が過度である（永井ら 1996）ことが指摘されたが，内海西部では資源状況について，現在まで十分な検討はなされていない。そこで，本研究では内海西部のサワラ資源について年々の漁獲量および漁獲物体長組成の資料を基に資源動向と年齢組成を検討した。

本研究のとりまとめを行うに際し，有益な助言をいただき，また校閲を賜った南西海区水産研究所資源管理部岸田周三部長および資源管理部内海資源管理研究室永井達樹室長に厚く御礼申し上げる。また，愛媛県河原津漁業協同組合長槇　義幸氏ほか，関係者の方々には長年にわたり，調査に御協力頂いたことを記して，深謝する。

材料と方法

内海は紀伊水道から周防灘に至る 9 つの海域で構成される (Fig. 1)。本研究では既往の区分に従い，備讃瀬戸以東の海域を東部，燧灘および備後芸予瀬戸以西の海域を西部とする。内海西部のサワラ漁獲量の経年変化は「瀬戸内海漁業灘別漁獲統計累年表」（日本水産資源保護協会 1986），「瀬戸内海地域の漁業」（中国四国農政局統計情報部 1983～1993）および「瀬戸内海地域における漁業動向」（中国四国農政局統計情報部 1994～1996）の各漁獲統計資料を用いて検討した。上述の漁獲統計資料ではサワラの漁獲量は「さわら類」として集計されているが，現地での聞き取りや観察から内海での漁獲量はすべてサワラとして差し支えない。なおサワラ流し網による漁獲量は「その他の刺網」として集計されている。

内海西部におけるサワラの漁獲量は燧灘が最も多いので（永井・岸田 1989），燧灘の主要な水揚げ地である愛媛県河原津漁協 (Fig. 1) の漁獲量が内海西部全体の漁獲動向をあらわすかどうかをまず検討した。次に 1982～1995年の河原津漁協の CPUE（単位努力当りの漁獲量）および 1986～1996年の漁獲物体長組成の経年変化から内海西部におけるサワラの資源動向を検討した。具体的には 1982～1994年の河原津漁協と内海西部における漁法別漁獲量の割合を比較し，また漁獲量の相関関係を調べた。これらの検討には上述した漁獲統計資料の他に，河原津漁協の水揚げ帳から集計した年別の漁獲量と操業隻数を用いた。なお河原津漁協では流し網のみが行われ，その許可隻数は 25 隻である。

内海西部のサワラの産卵期は主に 5～6 月であること（岸田・会田 1989）から 5 月の漁獲物体長組成は春漁期全体の漁獲物体長組成を代表していると考えられる。よって河原津漁協での漁

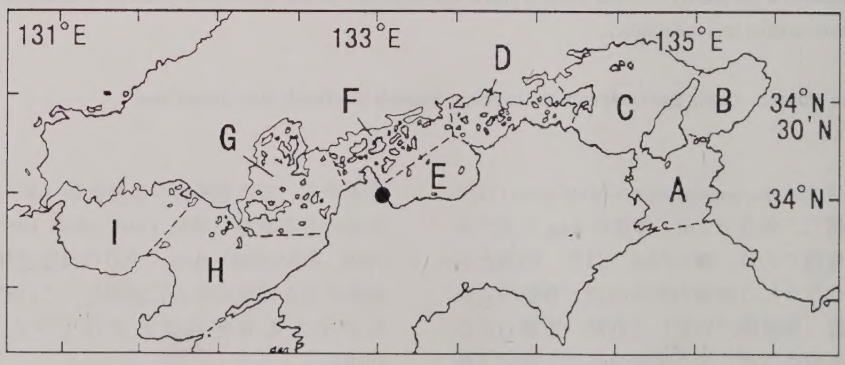


Fig. 1. Map of the Seto Inland Sea, indicating the sampling location.
A: Kii-Channel, B: Osaka-Bay, C: Harima-Nada, D: Bisan-Seto, E: Hiuchi-Nada, F: Bingo・Geiyo-Seto, G: Aki-Nada, H: Iyo-Nada, I: Suo-Nada, A-I: the Seto Inland Sea, A-D: the eastern Seto Inland Sea, E-I: the western Seto Inland Sea, ●: Kawarazu

Table 1. Sampling records of Japanese Spanish mackerel in Kawarazu.

Sampling day	No. of individuals measured fork length	No. of individuals from which some scales were taken for identification of age
May 15, 1986	250	–
May 13, 1987	257	–
May 13, 1988	23	–
May 19, 1989	421	–
May 18, 1990	231	–
May 25, 1991	235	–
May 20, 1992	278	66
May 26, 1993	167	–
May 26, 1994	51	–
May 18, 22, 23, 1995	173	28
May 9, 17, 28, 1996	155	–

獲物の測定は1986～1996年のいずれも5月に行い (Table 1)，標本は漁協市場に水揚げされた漁獲物から無作為に抽出し，木製の大型ノギスを用いて1 cm単位で尾叉長を測定した。体長組成による年齢組成の推定は，内海西部産サワラの成長式による年齢別体長（岸田ら 1985）を参考に，多峰型の頻度分布を複数の正規分布に分解するための堤・田中 (1987) の世代解析プログラムを用いて行った。一方，1992年と1995年には体長を測定した個体の一部から胸鰭裏側の鱗を採取し (Table 1)，岸田ら (1985) に準じて年齢を査定し，体長組成から得た年齢組成の妥当性を検討した。この際，年齢査定を行った個体の体長を50～100 cmまで，10 cmごとの5階級に分け，各階級ごとに年齢別の個体数割合を求め，次に体長組成を同様の体長群に分けて，先に求めた割合を体長組成の階級別個体数に乗じて，各階級の年齢別個体数を求めた。これらの値を年齢別に合計し，体長組成全体における年齢別個体数を求め，年齢組成とした。

Kishida (1991) は内海西部産サワラの主産卵場である備後芸予瀬戸と燧灘において卓越年級群が発生しやすい水温分布の条件を示唆している。よって本研究においても水産庁による浅海定線調査資料を用い，一部の年についてサワラの産卵期における水温分布を検討した。

結　　果

内海および内海西部におけるサワラ漁獲量の経年変化

内海全体のサワラ漁獲量は1952～1975年まで909～1,912トンで比較的変動が少なかったが，1970年代後半から漁獲量は増加し，1986年には6,255トンで過去最高となった。しかし，1980年代後半から漁獲量は減少傾向に転じ，1994年には1,254トンにまで急減して，1986年の漁獲量の20.0%になった (Fig. 2)。内海西部の漁獲量は1970年から徐々に増加し，1980年に2,848トンに達したが，1994年には418トンに減少し，1980年の14.7%になった。

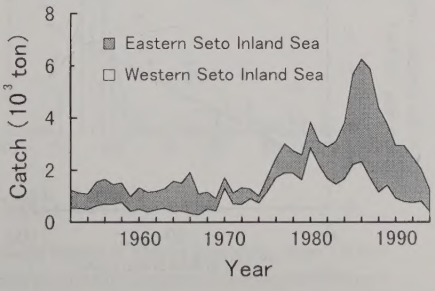


Fig. 2. Annual changes of catch (10^3 ton) of Japanese Spanish mackerel in the Seto Inland Sea from 1952 to 1994.

1982～1994年の内海西部におけるサワラ漁業では，流し網による漁獲量の割合が総漁獲量の68.7～87.5%（平均79.2%）と常に高い値を示した(Fig. 3)。流し網以外の漁具では揚繰網が多く，4.4～25.5%（同13.1%），その他の漁法による漁獲量は2.8～13.6%（同7.7%）であった。内海西部と河原津漁協ではいずれも流し網が主要な漁法として共通していた。

河原津漁協の漁獲動向

1982～1994年における河原津漁協と内海西部のサワラ漁獲量の関係をFig. 4に示した。河原津漁協の漁獲量（X, トン），内海西部の漁獲量（Y, 10^3トン）の関係は次式であらわされた。

$$Y = 0.019\ X + 0.436\ \ (r = 0.838)$$

河原津漁協の漁獲量が多い年ほど内海西部の漁獲量も多く，両者の漁獲量には明らかな正の相関が認められた($p < 0.001$)。

1982年の河原津漁協における漁獲量は58.4トンであり，1986年までには92.7トンに増加した。しかし，その後増減を繰り返しながら1995年には6.5トンに減少し，1995年の漁獲量はCPUE（1隻1日当りの漁獲量）が最大となった1987年の漁獲量の7.3%になった(Fig. 5)。同期間に努力量（年間の出漁延べ隻数）は1,141隻から400隻に減少し，1995年の努力量は1987年の42.1%になった。これに伴い，CPUEは51.2 kgから16.3 kgに減少し，1995年のCPUEは1987年の17.4%になった。

年齢組成の経年変化ほか

1986～1996年5月の河原津漁協の漁獲物体長組成を複数の体長群に分解し，これらを年級群と考えた(Fig. 6)。体長組成はいずれの年も多峰型を示した。1986～1994年の漁獲物の主要なモードは2歳魚と3歳魚で64～72 cmの間にあったが，1995年では58～60 cm，1996年では54～56 cmで1歳魚になった。また，1995年と1996年には64～72 cm前後に主要なモードがみられなかった。また2歳魚のモードは1991年まではほぼ65 cm前後にみられたが，1992年以降では大型化の傾向を示し，1995および1996年ではほぼ76 cmになった。

正規分布をあてはめて得た年齢組成の理論値をTable 2に示した。1986～1994年までは，総計測個体に占める2歳魚以上の高齢魚の割合は81.0～100%を占めていたが，1995年と1996年に

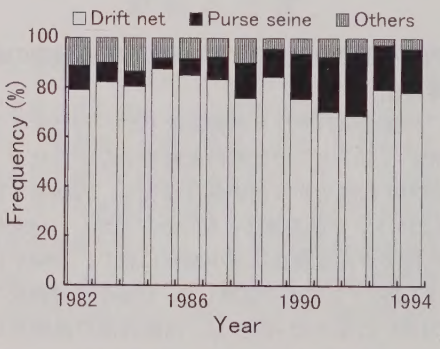


Fig. 3. Changes in percent frequency of catch of Japanese Spanish mackerel by types of gear in the western Seto Inland Sea from 1982 to 1994.

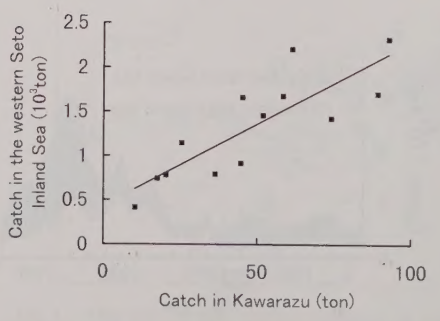


Fig. 4. Relationship between catch of Japanese Spanish mackerel in Kawarazu (ton) and that in the western Seto Inland Sea (10^3 ton).

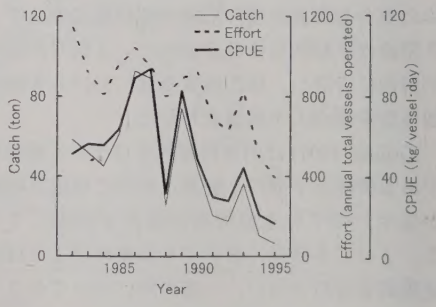


Fig. 5. Trends on the catch (ton), effort (annual total vessels operated), and CPUE (kg/vessel・day) of Japanese Spanish mackerel at Kawarazu from 1982 to 1995.

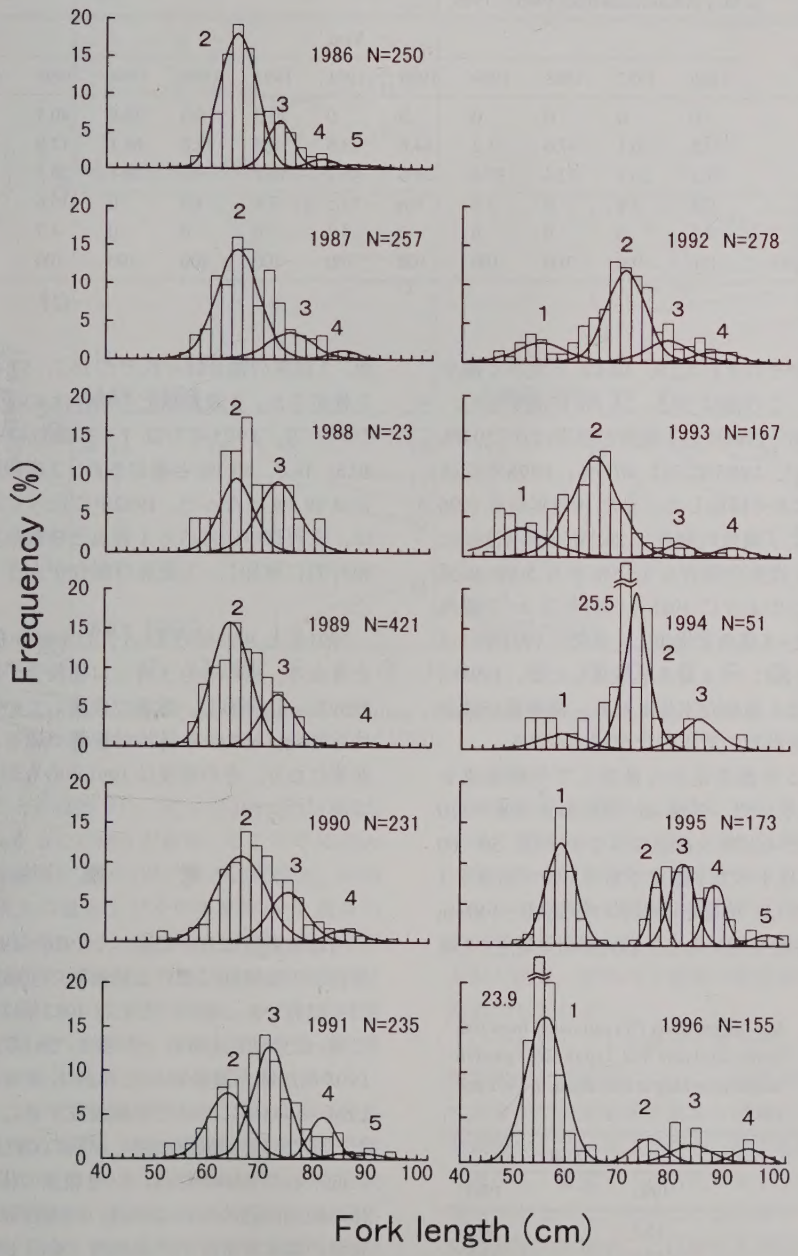


Fig. 6. Size frequency histograms of Japanese Spanish mackerel landed in May at Kawarazu, from 1986 to 1996. Curves and numerals in the figures show the theoretical length frequencies (normal distributions) and age in years, respectively.

Table 2. Age composition (%) estimated from the size frequency histogram analysis for Japanese Spanish mackerel in May at Kawarazu from 1986 to 1996.

Age	Year										
	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996
1	0	0	0	0	0	0	17.0	19.0	15.8	40.5	73.9
2	73.8	76.1	47.6	71.2	64.8	33.6	58.5	72.2	68.1	12.9	10.4
3	21.2	20.1	52.4	27.4	28.6	49.7	16.7	4.2	16.1	26.3	9.9
4	2.5	3.8	0	1.4	6.6	12.5	7.8	4.6	0	15.6	5.8
5	2.5	0	0	0	0	4.2	0	0	0	4.7	0
Total (%)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

は2歳魚がそれぞれ12.9，10.4%と大きく減少したので，この値は59.5，26.1%に減少した。一方，1986～1994年の1歳魚の割合は0～19.0%であったが，1995年には40.5%，1996年には73.9%と大きく増加した。また1995年から1996年にかけて3歳魚の割合は26.3%から9.9%に減少し，4歳魚の割合も15.6%から5.8%に減少した。このように1986～1991年は2～3歳魚を主体に2～5歳魚を漁獲し，1992～1994年には2歳魚を主体に1～4歳魚を漁獲したが，1995～1996年には1歳魚が主体となり，漁獲量が減少する中で漁獲物の低年齢化が認められた。

鱗による年齢査定から推定した年齢組成をTable 3に示した。体長40～50 cmと100～110 cmの個体からは鱗を採取できなかった。50～60 cmの個体はすべて1歳魚であったので前者を1歳魚とみなし，後者をその年の体長90～100 cmの年齢別割合を用いると，1992年の1歳魚，2歳魚，3歳魚の割合はそれぞれ16.7，57.4，20.1%と推定され，2歳魚以上の割合は83.3%となった。一方，1995年では1～3歳魚はそれぞれ40.5，14.8，40.7%と推定され，2歳魚以上の割合は59.5%となった。1992年に比べて1995年では，漁獲物中に占める1歳魚と3歳魚の割合が相対的に増加し，2歳魚の割合が大きく減少した。

Table 3. Age composition (%) estimated from fish scale analysis for Japanese Spanish mackerel in May at Kawarazu, in 1992 and 1995.

Age	Year	
	1992	1995
1	16.7	40.5
2	57.4	14.8
3	20.1	40.7
4	5.8	4.0
5	0	0
Total (%)	100	100

1991年と1993年の5～6月の水温分布 (Fig. 7) をみると，両年とも5月には備後芸予瀬戸で比較的均一に分布し，燧灘で成層しているのが認められた。また，6月には燧灘で成層がさらに顕著になり，その程度は1991年の方がより顕著であった。

考　察

河原津漁協において調べた1986～1994年の内海西部の春漁期における漁獲物の主体は2歳魚と3歳魚であったが，これは1987年以前について調べた岸田 (1989) と一致している。しかし1995年以降，漁獲物の主体が1歳魚となり，1994～1995年にかけて年齢組成が著しく変化した。また河原津漁協の流し網船のCPUEが顕著に低下した1994年以降，1～2歳魚の体長に大型化の傾向が認められるのは，内海西部のサワラ資源の個体群密度が内海東部（武田1996，横川1996）と同様に低下していることを反映しているのかもしれない。

1995年に漁獲物中の2歳魚の割合が大きく減少したことから，この年齢群の来遊量が少な

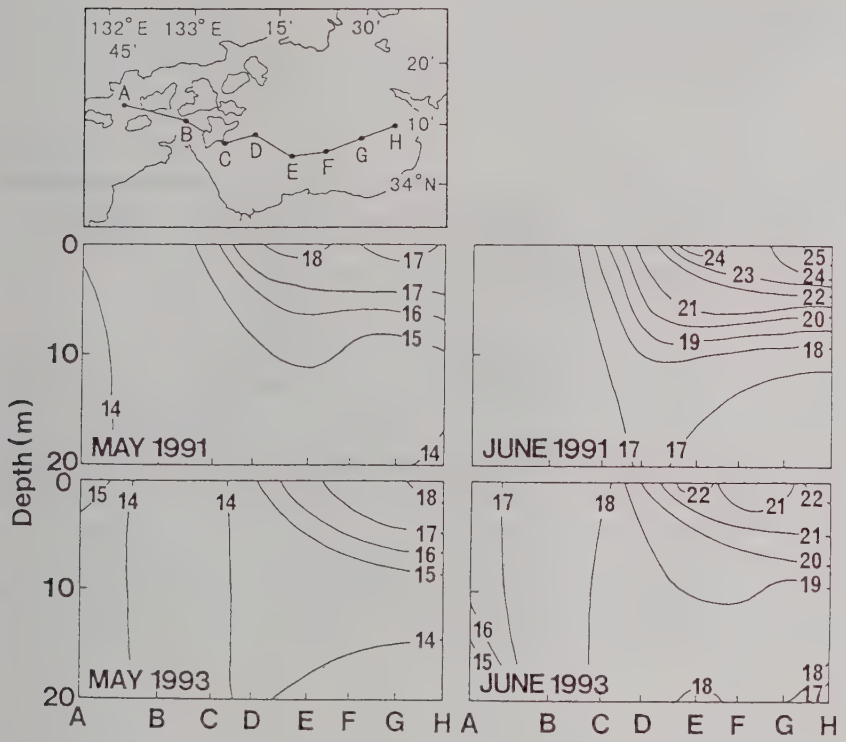


Fig. 7. Vertical profiles of water temperature (°C) along a line joining from stn. A to H across Bingo・Geiyo-Seto and Hiuchi-Nada in May and June (1991 and 1993).

かったことが推察され，従って1993年には加入量が少なかった可能性がある。ところでKishida (1991) は燧灘においてサワラの前期仔魚，後期仔魚，稚魚の量およびその年齢群の1歳魚のCPUEの関係から，サワラは仔魚期の死亡率が高いことを示したほか，水温分布とサワラの仔魚期の生残について考察を加え，5月に成層構造を示す燧灘（産卵場）と鉛直混合が盛んな備後芸予瀬戸の水温が，6月に比較的均一になり，両海域において潮境が不明瞭になった年に仔魚の生残が高くなり，卓越年級群が発生する可能性を示唆した。1991年と1993年の水温分布を検討すると両年とも両海域の混合が弱く，卓越年級群が発生しやすい条件であったとはいえない。ただし，両年の6月の水温を比較すると，1993年の燧灘は1991年よりも2～3°C低く，また燧灘漁海況速報* によると1993年の夏期は低水温で推移したことから，これらが稚魚の生残に何らかの影響を与えた可能性もある。一方，1996年に2歳魚の漁獲物割合が低かったのは，1995年に漁獲物の主体となった1歳魚が先取りされた結果，翌年の2歳魚の資源量が減少したためかも知れない。

いずれにしても本研究で述べたように，内海西部のサワラ資源について，近年CPUEが減少するなかで主産卵群である2歳魚と3歳魚の割合が減少していることから，産卵親魚数が著しく減少し，憂慮すべき状況となっていることが明らかとなった。そのような状況下で1歳魚への漁獲圧力を増すことは更なる資源状況の悪化を招くことになると予測される。

研究サイドとしては内海西部産サワラの資源

* 愛媛県中予水産試験場・愛媛県水産試験場，1993：燧灘漁海況速報（第3号）～（第6号）.

研究をより詳細に進める必要があるが，現状は努力量の削減を早急に行うなど迅速な措置が必要であることを指摘したい。

文 献

林 満作・重田瑞穂・藍澤虎馬雄，1919：鰆漁業調査第壱報．香川県水産試験場，50 pp.

岸田 達，1988：瀬戸内海中部海域におけるサワラ卵・仔魚の鉛直・水平分布．日水誌，**54**(1)，1–8.

岸田 達，1989：漁場の移動からみた瀬戸内海中西部域におけるサワラの分布と回遊．南西水研研報，**22**，13–27.

岸田 達，1990：卵採集結果からみた瀬戸内海におけるサワラの産卵時刻．南西水研研報，**23**，43–51.

Kishida, T., 1991: Fluctuations in year-class strength of Japanese Spanish mackerel in the central Seto Inland Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57** (6), 1103–1109.

岸田 達・会田勝美，1989：瀬戸内海中西部域におけるサワラの成熟と産卵．日水誌，**55**(12)，2065–2074.

岸田 達・上田和夫・高尾亀次，1985：瀬戸内海中西部域におけるサワラの年令と成長．日水誌，**51**(4)，529–537.

水戸 敏，1965：瀬戸内海に出現する魚卵および稚仔魚の研究Ⅱ 出現する種類．内海区水研刊行物C輯，**4**，1–17.

永井達樹・岸田 達，1989：瀬戸内海産サワラの漁獲動向．漁業資源研究会議 西日本底魚部会報，(17)，29–42.

永井達樹・武田保幸・中村行延・篠原基之・上田幸男・安部亨利・安部恒之，1996：瀬戸内海東部産サワラの資源動向．南西水研研報，**29**，19–26.

武田保幸，1996：紀伊水道産サワラの近年における漁獲低迷．水産海洋研究，**60**(1)，18–25.

堤 裕昭・田中雅生，1987：多毛類の個体群動態の調査解析法（マイクロ・コンピューターを使用した体長の計測から世代解析まで）．日本ベントス研究会誌，**31**，18–28.

横川浩治，1996：瀬戸内海東部域におけるサワラの成長および肥満度．本州四国連絡架橋漁業影響調査報告，(67)，179–198.

1997年1月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 第49号 (Contribution No. A49 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
河野悌昌・花村幸生：南西海区水産研究所 〒739–04 広島県佐伯郡大野町丸石2–17–5 (N. Kono, Y. Hanamura: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)
西山雄峰：愛媛県中予水産試験場東予分場 〒799–13 愛媛県東予市河原津甲1188 (Y. Nishiyama: Toyo-Branch, Ehime Prefectural Chuyo Fisheries Experimental Station, Kawarazu, Toyo, Ehime 799–13, Japan)
福田雅明：北海道区水産研究所 〒085 北海道釧路市桂恋116 (M. Fukuda: Hokkaido National Fisheries Research Institute, 116 Katsurakoi, Kushiro, Hokkaido 085, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 9–14 (1997)

土佐湾におけるハナイカ *Metasepia tullbergi* の生活史

野村　恵一・阪地　英男・堀川　博史

Life history of the paintpot cuttlefish, *Metasepia tullbergi* Appellöf,1886 (Cephalopoda, Sepiidae) in Tosa Bay, Pacific coast of central Japan

Keiichi Nomura, Hideo Sakaji and Hiroshi Horikawa

The life history of the paintpot cuttlefish, *Metasepia tullbergi* Appellöf, 1886, a demersal species, was investigated on a sandy-mud bottom over a depth range of 10 m to 800 m in Tosa Bay, Pacific coast of central Japan. The research was made using a trawl net on a monthly basis over periods in 1983 to 1989, 1993 to 1994 and 1995 to 1996. The species is distributed in an area ranging from 20 m to 80 m deep. Young individuals first appear in August and increase their body weight until May. The distributions from October to February show a wide depth range (20–80 m) although from March to May individuals were not found in an area ranging from 50–80 m depth. No individuals were found in June and July. The life history of this species is concluded as follows. Eggs hatch out in summer at rocky areas at about 20 m deep. Larvae migrate to sandy-mud areas ranging from 20 m to 80 m deep in August and/or September, and grow until May. Maturing individuals start to migrate to shallower areas from March to May. As none were found in June and July and only young individuals appear in August in the sandy-mud areas, it seems that matured individuals die after mating and spawning in the shallow rocky areas.

Key words: Life history, *Metasepia tullbergi*, Sepiidae, migration

生物多様性の保全の重要性が認識され始めた昨今，海洋の希少生物についても関心が高まりつつある。ハナイカ *Metasepia tullbergi* Appellöf, 1886 は本州中部以南から台湾にかけての暖流域に分布する日本近海固有の小型のコウイカ類で，希少生物であるとされている（野村 1996）。本種は初夏に水深 20 m 前後の岩礁域で繁殖することが飼育や潜水観察によって確認されている（野村 1985，1989）。しかし，漁業の直接的な対象とはなっていないため，繁殖期以外の季節における分布や移動などの生態に関して調査されることが少なく，詳細は不明である。そこで，土佐湾において月別・水深別に底びき網調査を行い，ハナイカの季節的な深浅移動を検討した。

本文に入るに先立ち，原稿を校閲していただいた南西海区水産研究所外海調査研究部長正木康昭博士，外海底魚資源研究室長梨田一也氏，主任研究官本多　仁博士に感謝いたします。

材料と方法

土佐湾中央部の陸棚及び陸棚斜面の砂泥域において (Fig. 1)，1983年から 1996年までに調査方法の異なる 3 種類の底びき網調査を行った (Table 1)。調査 A では，1983年 4 月から 1989 年 3 月の間，水深 22.5～800 m の水域を 17 層の水深帯に区分し，調査船こたか丸 (47.48 GT) による昼間の調査を行った。用いた漁具はコッドエンドの目合い 23 mm のオッタートロールで，曳網回数は合計 256 回であった。また，調査を行った水深帯は年によって異なった (Table 2)。調査 B

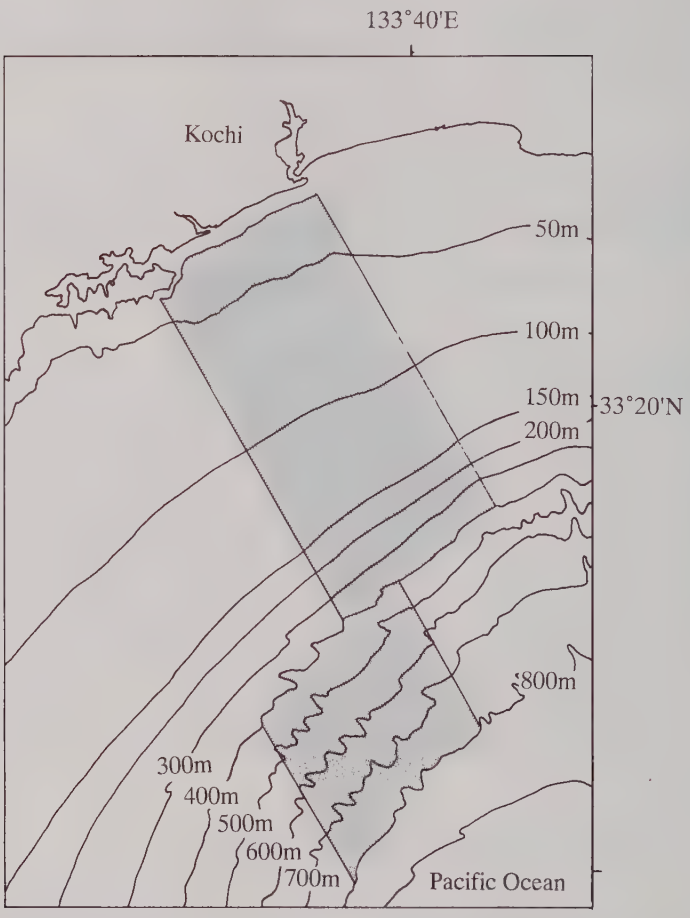


Fig. 1. The investigation area for the paintpot cuttlefish, *Metasepia tullbergi* in Tosa Bay.

Table 1. Vessel, sampling gear, mesh size of cod end and operating time used in each research period for *Metasepia tullbergi* in Tosa Bay.

Research	Year	Vessel	Depth (m)	Sampling gear	Mesh size of cod end	Operating time
A	1983–1989	R/V Kotakamaru (47.78t)	22.5–800	otter trawl	23 mm	daytime
B	1993–1994	R/V Kotakamaru (47.78t)	15–75	beam trawl	5 mm	daytime
C	1995–1996	commercial trawlers (3.93t, 3.32t)	10–80	beam trawl	5 mm	nighttime

では，1993年4月から1994年3月の間，水深15 m～75 mの水域を10 m毎に6層の水深帯に区分し，調査船こたか丸による昼間の調査を行った。用いた漁具はコッドエンドの目合い5 mmのビームトロールで，曳網回数は合計57回であった。調査Cでは，1995年4月から1996年10月までの間，水深10 m～80 mの間を10 m毎に7層の水深帯に区分し，小型底びき網漁船(3～4 t)による夜間の調査を行った。用いた漁具はコッドエンドの目合い5 mmのビームトロールで，曳網回数は合計107回であった。これらの調査における同じ年・月・水深帯における曳網は1

Table 2. Number of hauls at each depth class durig Research A.

Depth class	Depth	Number of hauls						
		1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
30 m	22.5–37.5 m	8	6					
45 m	37.5–52.5 m	6	5					
60 m	52.5–67.5 m	8	6					
75 m	67.5–82.5 m	7	5					
90 m	82.5–100 m	8	12	9				
110 m	100–120 m	7	11	8				
130 m	120–140 m		7	8	4			
150 m	140–160 m		7	9	10	3		
170 m	160–180 m		7	7	2			
190 m	180–200 m		1	6	10	2		
225 m	200–250 m		1	2	8	1		
275 m	250–300 m				12	7	3	
350 m	300–400 m			1	4	2	3	2
450 m	400–500 m					3	1	1
550 m	500–600 m					2	2	1
650 m	600–700 m					4	2	
750 m	700–800 m					1	3	1

回のみであった。

採集した標本を実験室に持ち帰り，個体数の計数と生鮮状態での総湿重量の測定を行った。また調査Cにおいては，10％ホルマリン溶液による固定と保存の後，個体の湿重量の測定および生殖腺の肉眼観察による雌雄の判別を行った。

結　　果

調査Aにおいて，水深22.5～120 mの水域を調査した1983年4月から1984年6月の間の曳網によって，合計23個体の標本が採集された。標本の採集があった月・水深帯・個体数は，1983年5月に30・45 mで4個体，9月に30 mで1個体，10月に30・45・60・75 mで8個体，11月に60 mで3個体，1984年1月に45・65 mで2個体，2月に45 mで2個体，4月に30 mで3個体であった(Table 3)。水深82.5～800 mに調査水域がシフトした1984年7月から1989年2月では標本は採集されなかった。

調査Bにおいて，1993年9月に40 mで3個体，10月に30・60 mで2個体，11月に60 mで2個体，12月に40 mで1個体，1994年1月に60 mで1個体，2月に40 mで2個体，合計11個体の標本が得られた(Table 4)。なお，1993年7月は欠測であった。

調査Cでは合計83個体と上の2つの調査に比べ多くの標本が採集された。採集月・水深帯・個体数は，1995年9月に35 mで13個体，10月に25・35・45・55・65 mで15個体，11月に35・45・55・65 mで10個体，12月に25・45・55 mで5個体，1996年2月に25・55・65 mで3個体，3月に35 mで1個体，4月に35・45 mで3個体，5月に35 mで1個体，8月に45・55 mで2個体，9月に35・45・55・65・75 mで18個体，10月に55・65・75 mで11個体であった(Table 5)。なお，1996年1月は欠測であった。

このように，採集水深と採集個体数は季節的に変化し，それは標本数の多かった調査Cにおいて顕著であった。1995年4月から8月まで標本は得られておらず，9月に初めて35 mの水深帯で採集され，10月から1996年2月までは25～75 mの幅広い水深帯で採集された。ところが，3月から5月にかけて採集個体数の減少ととも

Table 3. Number of the specimens collected from April 1983 to June 1984 during Research A. The depth classes surveyed from July 1984 to Feb 1989 were deeper than the 90m depth class, however no specimens were caught. A bar indicates that no trawls were carried out.

Depth class	Depth	1983									1984					
		Apr	May	June	July	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	June
30 m	22.5–37.5 m	0	1	0	0	0	1	3	0	–	0	0	0	3	0	0
45 m	37.5–52.5 m	–	3	0	–	–	0	3	0	0	1	2	0	0	0	–
60 m	52.5–67.5 m	0	0	0	0	0	0	1	3	–	1	0	0	0	0	0
75 m	67.5–82.5 m	–	0	0	–	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	–
90 m	82.5–100 m	0	0	0	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0
110 m	100–120 m	–	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Table 4. Number of specimens sampled during Research B. A bar indicates that no trawls were carried out.

Depth class	Depth	1993									1994		
		Apr	May	June	July	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar
20 m	15–25 m	0	0	0	–	–	0	0	0	0	0	0	0
30 m	25–35 m	–	0	0	–	0	0	1	0	0	0	0	0
40 m	35–45 m	–	0	0	–	0	3	0	0	1	0	2	0
50 m	45–55 m	–	–	–	–	0	0	0	0	0	0	0	0
60 m	55–65 m	–	0	0	–	0	0	1	2	0	1	0	0
70 m	65–75 m	–	0	0	–	0	0	–	0	0	0	0	0

Table 5. Number of specimens sampled during Research C. A bar indicates that no trawls were carried out.

Depth class	Depth	1995									1996									
		Apr	May	June	July	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	June	July	Aug	Sep	Oct
15 m	10–20 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	0	0	–	–	–	–	–	–	–
25 m	20–30 m	0	0	0	0	0	0	1	0	2	–	1	0	–	–	–	–	–	–	–
35 m	30–40 m	0	0	0	0	0	13	1	2	0	–	0	1	2	1	0	0	0	2	0
45 m	40–50 m	0	0	0	0	0	0	7	5	1	–	0	0	1	0	0	0	1	6	0
55 m	50–60 m	0	0	0	0	0	0	1	2	2	–	1	0	0	0	0	0	1	4	5
65 m	60–70 m	0	0	0	0	0	0	5	1	0	–	1	0	0	0	0	0	0	4	5
75 m	70–80 m	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	0	0	0	0	2	1

に，調査水域内のうち 35 m・45 m という比較的浅い水域でのみ採集されるようになり，6 月と7月には全く採集されなくなった。1996年 8 月になると 45・55 m の水深帯で再び採集され始め，9 月には 35～75 m という幅広い水深帯で，10 月には 55～75 m という比較的深い水深帯で採集された。

調査 C において，生殖腺の肉眼観察によって雌雄の判別が可能であった 1995年 12 月に採集された標本の一部と 1996年の 2～5 月に採集された標本について雌雄別に，それ以外の標本を未成体として，体重の季節的変化を観察した (Fig. 2)。1995年 9 月の未成体の平均体重は 3.9 g であったが，10 月に 10.1 g，11 月には 11.3 g となった。1995年 12 月には初めて雌と確認された個体が出現し，その平均体重は 32.6 g であった。1996年 2・3 月には雄と確認された個体が出現し，その平均体重は 20.7 g であった。4・5 月に現れた雌の平均体重は 53.2 g となり，調査期間中の最大である 64.5 g の雌個体も出現した。

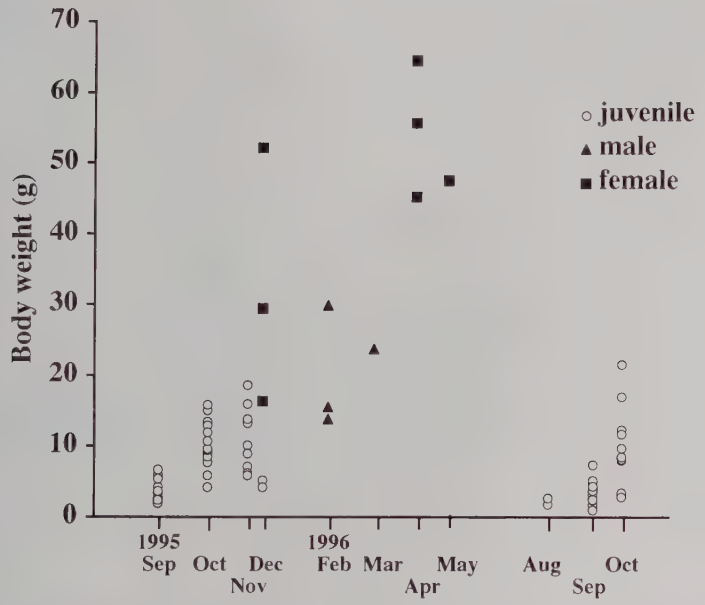


Fig. 2. The weight of specimens caught during Research C from April 1995 to October 1996 except for January 1996.

6・7月にはハナイカは出現しなかったが，8月には再び平均重量2.3 gの未成体が出現した。

以上をまとめると，調査水域内において，ハナイカは8・9月に出現し始め，成長しながら翌年の2月頃まで水深約20～80 mの水域に広く分布し，3～5月には水深50 mよりも浅いところに分布し，6・7月には姿を消した。

考　　察

飼育や潜水による観察で，ハナイカは初夏に水深20 m前後の岩礁域で繁殖活動を行うこと，寿命が約1年であること，産卵から孵化まで約40日を要すること，稚仔はふ化後すぐに親と同じ底棲生活を始めアミ類や小型エビ類等の甲殻類を好んで捕食し成長することなどが報告されている（野村　1985, 1989）。

したがって，3～5月の標本の分布が調査水域のうちの浅い部分に偏り6・7月に姿を消すのは，3月頃から浅所への移動が始まり，6・7月には沿岸の岩礁域で産卵の後に死亡しているためであると考えられる。また，8・9月に水深35 m以深で採集され始めた小型群は，岩礁域で孵化した稚イカが調査水域内に移動してきたものと考えられ，ここで5月頃まで成長を続けていると推定される。土佐湾の砂泥域はクルマエビ科などのエビ類が豊富であるため（通山・林1982），エビなどの甲殻類を捕食するハナイカの生育場として適していると考えられる。

以上のことから，ハナイカは夏に水深20 m前後の岩礁域で生まれ，水深約20～80 mの餌の豊富な砂泥域で成長し，翌年の初夏に再び浅い岩礁域に移動して産卵した後に死亡するという生活史を送っていると考えられる。このような産卵に伴う浅所への移動は，コウイカ *Sepia esculentus*（富山　1957），カミナリイカ *S. lysidas*（田川　1986），コブシメ *S. latimanus*（Corner and Moore 1980），シリヤケイカ *Sepiella japonicus*（桧山　1983，上田　1985）等でも報告されており，我が国周辺の浅海域に棲息するコウイカ類に多く見られる特徴である。これらのコウイカ類の産卵には産卵床が必要なことから（奥谷

1979)，ハナイカにみられた季節的な深浅移動は産卵床を求めての行動の結果であると示唆される。

参 考 文 献

Corner, B. D. and H. T. Moore, 1980: Field observations on the reproductive behavior of *Sepia latimanus*. *Micronesica*, **16**(2), 235–260.

桧山節久，1983：山口県瀬戸内海域におけるシリヤケイカの生態と漁業について．山口県内海水産試験場報告, (11), 41–49.

野村恵一，1985：飼育水槽内のハナイカの生態．南紀生物, **27**(1), 1–6.

野村恵一，1989：ハナイカ．海水魚の繁殖，緑書房，東京．228–230.

野村恵一，1996：ハナイカ．日本の希少な野生水産生物に関する基礎資料（III）．日本水産資源保護協会，東京，63–66, pl. 14.

奥谷喬司，1979：コウイカ目の分類と生態（3）．海洋と生物，**1**(4), 65–71.

田川 勝，1986：カミナリイカ．東シナ海・黄海のさかな．水産庁西海区水産研究所，長崎．458–459.

富山 昭，1957：山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究．第17報コウイカ *Sepia esculentus* Hoyle の生態．山口県内海水産試験場調査研究業績, **9**(1), 41–49.

通山正弘・林 健一，1982：土佐湾の砂泥性，浮遊性エビ類とその分布．南西水研研報, (14), 83–105.

上田和夫，1985：シリヤケイカの成長，成熟及び移動生態に関する研究．南西水研研報, (19), 1–42.

1997年1月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 第50号 (Contribution No. A50 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
野村恵一：串本海中公園センター 〒649–35 和歌山県西牟婁郡串本町有田1157 (K. Nomura: Kushimoto Marine Park Center, 1157 Arita, Kushimoto, Nisimuro, Wakayama, 649-35, Japan)
阪地英男：南西海区水産研究所高知庁舎 〒780 高知県高知市桟橋通 6–1–21 (H. Sakaji: Nansei National Fisheries Research Institute, Kochi Station, 6–1–21 Sanbashidori, Kochi, 780, Japan)
堀川博史：西海区水産研究所 〒850 長崎県長崎市国分町 49 (H. Horikawa: Seikai National Fisheries Research Institute, 49 Kokubucho, Nagasaki, 850, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 15–19 (1997)

First Record of Penaeid Shrimp *Metapenaeopsis gallensis* from Japanese Waters

Hideo Sakaji and Ken-Ichi Hayashi

Forty-two specimens of *Metapenaeopsis gallensis* (Pearson, 1905) were collected by a small beam trawl from Tosa Bay, southern Japan (33° 28' N, 133° 33' E). This is the first record of this species from Japanese waters, and shows the northernmost occurrence of its distribution. In the following three points, *M. gallensis* differs from the other *Metapenaeopsis* species which are characterized by the absence of the stridulating organ and their distribution in shallow areas in Japan. (1) The dorsal carina of the third abdominal somite is sulcate. (2) The thelycum has a pair of rounded processes with a median groove that runs longitudinally to the seminal receptacle between the fourth pereopods. (3) The anterior end of the left valve of the petasma has only one apical process. The color pattern of *M. gallensis* resembles *M. dalei* in marks and tint, but irregular red patches on the lateral part of the carapace and the abdomen are clearer in *M. gallensis* than in *M. dalei*. It is uncertain whether *M. gallensis* actually settles or not in Japanese waters because of the scarcity of its occurrence.

Key words: *Metapenaeopsis gallensis*, Penaeidae, first record, Japan

Twelve *Metapenaeopsis* species have been previously reported from Japanese waters (Crosnier 1987, 1991, 1994, Hayashi 1992). During the study of penaeid shrimps on the continental shelf of Tosa Bay, southern Japan (33° 28' N, 133° 33' E), we found some uncommon specimens of *Metapeneopsis* species which had no stridulating organ. The third abdominal somite and the genital organs also differed from those of the species known from Japanese waters. Their characteristic features led us to identify them with *M. gallensis* (Pearson, 1905). In order to confirm the identification of this species, we examined several specimens of *M. gallensis*, collected from New Caledonian waters and identified by Dr. Alain Crosnier (MNHN), for direct comparison. We present brief notes on this species as a new member of the Japanese fauna. The Japanese specimens examined are deposited at the Kochi Station of the Nansei National Fisheries Research Institute (KSNNFRI), Kochi and the National Fisheries University (NFU), Shimonoseki, Japan, and the New Caledonian specimens at the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Paris, France.

Materials

Tosa Bay, off Kochi City, depth 35 m, 30 November, 1995, 16 ♀(KSNNFRI, 6.4–10.4 mm in carapace length), 13 ♂(KSNNFRI, 6.4–8.8 mm); depth 25 m, 13 December, 1995, 1 ♀ (NFU, 10.6 mm); depth 35 m, 13 December, 1995, 2 ♀(NFU, 7.6–9.3 mm), 2 ♂(NFU, 8.9–9.4 mm); depth 35 m, 8 February, 1996, 2 ♀ (KSNNFRI, 7.5–11.3 mm), 3 ♂(KSNNFRI, 4.4–9.7 mm).

New Caledonia, NW Lagoon (20°12'S, 164°15'E), depth 22 m, 5 May, 1988, 3 ♀ (MNHN, 7.7–9.8 mm), 1 ♂(MNHN, 7.1 mm).

Diagnosis

Rostrum straight, reaching slightly beyond first segment of antennular peduncle, armed dorsally with 6 or 7 teeth excluding epigastric spine. Middorsal carina of third abdominal somite prominent and grooved entirely. In both sexes, a pair of spines on sternum between second pereopods slender and sharply pointed and those between third pereopods short and rounded distally. Thelycum plate between fourth pereopods with setal margin; coxal plate of fourth pereopod not extremely large; a pair of spine-like process, each with longitudinal line, and median depression present between thelycum plate and transverse plate; transverse plate pointed anteriorly at outer ends with a shallow median incision; posterior plate pointed anteriorly by a broad rounded process at outer ends and with three small processes (Fig. 1 A). Petasma asymmetrical; anterior end of left valve ending in single apical process; right valve massive and as long as left valve (Fig. 1 B).

Discussions

In the genus *Metapenaeopsis*, twelve species have been reported from Japanese waters (Crosnier 1987, 1991, 1994, Hayashi 1992, Shinomiya and Sakai 1995). They are divided largely into two species groups by the presence or absence of the stridulating organ. The following seven species have this organ; *M. aegyptia*, *M. acclivis*, *M. barbata*, *M. dura*, *M. palmensis*, *M. sinica* and *M. toloensis*. The remaining five species are unfurnished; *M. dalei*, *M. lamellata*, *M. lata*, *M. mogiensis mogiensis*, *M. provocatria longirostris*. The present species, *M. gallensis*, newly obtained from Tosa Bay at depths of 25–35 m, is included in the latter group.

Of these, *M. lata* and *M. provocatria longirostris* represent a slender body form and usually found from continental slope (Crosnier 1987, Sakaji et al. 1994), while the remaining species including *M. gallensis* are found from shallow waters less than 100 m.

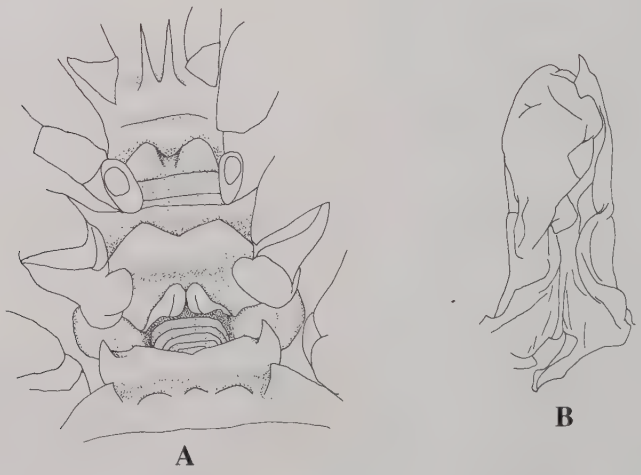


Fig. 1. Genital organs of *Metapenaeopsis gallensis*. Thelycum in ventral view, 11.8 mm in carapace length (A) and petasma in ventral view, 8.8 mm in carapace length (B).

First of all, *M. lamellata* has a unique, unusually short and high rostrum. *M. gallensis* differs from *M. dalei* and *M. mogiensis mogiensis* in having a dorsally grooved carina on the third abdominal somite, in contrast to the flat carina in the latter two species. The thelycum has a pair of teeth pointed anteriorly between the fourth pair of pereopods in *M. gallensis* and *M. mogiensis mogiensis*, while a pair of papilla-like processes in *M. dalei*. An intermediate groove runs longitudinally on the seminal receptacle in *M. gallensis* (Fig. 1 A), but no groove in *M. mogiensis mogiensis*. The anterior end of the left valve of the petasma has only one apical process in *M. gallensis* (Fig. 1 B), while some processes in *M. dalei* and *M. mogiensis mogiensis*.

Fortunately, these Japanese specimens were able to compare with four specimens of *M. gallensis* which have been collected from New Caledonia and classified by Dr. A. Crosnier (MNHN). Both materials are entirely the same in shape and size, except for a pair of rounded processes on the sternum of the third pereopods, which is less conspicuous in the Japanese females than in New Caledonian females.

Coloration is also important to distinguish *M. gallensis* from the other species, although almost all species are mottled pattern of dull brown, red or purple. The color patterns of *M. mogiensis mogiensis* and *M. dalei* were already shown (Sakaji and Horikawa 1995). *M. gallensis* bears a resemblance to *M. dalei* in marks and tint, but red patches on the lateral part of the carapace and abdomen are clearer in *M. gallensis* than in *M. dalei* (Fig. 2).

From the zoogeographical view point, *M. gallensis* is widely distributed in the Indo-West Pacific region from the western part of the Indian Ocean to the West Pacific including Japan, through southeast Asia. On the other hand, *M. dalei* and *M. mogiensis mogiensis* have a rather restricted distribution, only known from Japan and its neighboring waters (Crosnier 1991). *M. lamellata* has a rather wide distributional range, from Australia northwards to Japan (Crosnier 1991).

Some species of *Metapenaeopsis* are important for coastal fisheries in Japan (Holthuis 1980). Because of the scarcity of the occurrence in number (Table 1), the commercial importance of *M. gallensis* seems to be low, and the permanent settlement in Japanese waters is very obscure like *Penaeus indicus* (Hayashi et al. 1992). *M. gallensis* appeared in Tosa Bay from October to March only (Table 1). Species diversity of Penaeidae reduces outside the 15°C isotherms at a minimum winter temperature (Dall

Fig. 2. Color patterns of *Metapenaeopsis gallensis* (right) and *M. dalei* (left).

Table 1. Number of *Metapenaeopsis gallensis* sampled from Tosa Bay from April 1995 to March 1996, showing the total number of *Metapenaeopsis*

Month	*M. gallensis*	*Metapenaeopsis* spp.
Apr-95	0	15,135
May-95	0	14,252
Jun-95	0	5,790
Jul-95	0	2,881
Aug-95	0	1,879
Sep-95	0	2,394
Oct-95	1	1,669
Nov-95	29	3,769
Dec-95	5	3,381
Feb-96	6	7,513
Mar-96	1	7,178
Total	42	65,841

et al. 1990), and Pacific coast of southern Japan near Tosa Bay is situated on the one of the isotherms. Therefore, it seems that larvae of *M. gallensis* were transported by the Kuroshio current from tropical waters, settled and stayed as a temporal resident in Tosa Bay.

Acknowledgements

We are grateful to Drs. Alain Crosnier and Nguyen Ngoc Ho for their gracious loan of specimens from the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Our thanks also go to Dr. Yasuaki Masaki, Mr. Kazuya Nashida and Dr. Hitoshi Honda of the Nansei National Fisheries Research Institute for reading our first manuscript, and Messrs. Izumi Yamashita and Isamu Doi for assistance in collection samples on board.

Literature Cited

Crosnier, A., 1987: Les espèces indo-ouest-pacifiques d'aue profonde du genre *Metapenaeopsis* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (4), 9, sect. A, (2), 409–453, fig. 1–20.

Crosnier, A., 1991: Crustacea, Decapoda: Les *Metapenaeopsis* indo-ouest-pacifiques sans appareil stridulant (Penaeidae). Deuxième partie. In "Résultats des Campagnes MUSORSTOM" (ed. by A. Crosnier), Vol. 9. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (A), **152**, 155–297.

Crosnier, A., 1994: Crustacea, Decapoda: Les *Metapenaeopsis* indo-ouest-pacifiques avec un appareil stridulant (Penaeidae). In "Résultats des Campagnes MUSORSTOM" (ed. by A. Crosnier), Vol. 12. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **161**, 255–337.

Dall, W., B. J. Hill, P. C. Rothlisberg and D. J. Staples, 1990: The biology of Penaeidae. Advances in marine biology Vol. 27, Academic Press, London, 127–157.

Hayashi, K.-I., 1992: *Metapenaeopsis*. Dendrobranchiata crustaceans from Japanese waters. Seibutu Kenkyusha, Tokyo, 79–94. (in Japanese)

Hayashi, K.-I., M. Aoyama, S. Fujiwara and H.-P. Yu: 1992: Indian white prawn *Penaeus* (*Fenneropenaeus*) *indicus* new to the Japanese fauna. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**(1), 167.

Holthuis, L. B., 1980: FAO species catalogue. Vol.1. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fish. Synop.*, **1**(125), 261 pp.

Sakaji, H., H. Horikawa and M. Toriyama, 1994: Preliminary report of the life history of *Metapenaeopsis lata* and *M. provocatira longirostris* in Tosa Bay. Report of the Western Groundfish Section, Japan Scientific Council on the Fisheries Resources, (22), 1–12. (in Japanese)

Sakaji, H. and H. Horikawa, 1995: First records of two penaeid shrimps, *Metapenaeopsis mogiensis* and *Trachypenaeopsis richtersii* from Tosa Bay, southern Japan, with special reference to their color patterns. *Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.*, (28), 121–124.

Sinomiya, S. and K. Sakai, 1995: A record of *Metapenaeopsis sinica* Liu et Zhong (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) in Tokushima, Japan. *Proc. Jap. Soc. Zool.*, (54), 38–43.

日本周辺水域における *Metapenaeopsis gallensis* の初記録

阪地英男・林　健一

1995年から1996年にかけての土佐湾の浅海域における小型底びき網漁船による調査で，10～3月に水深25 mと35 mから *Metapenaeopsis gallensis* が採集された。これは日本における本種の初めての記録であると同時に，最も高緯度水域からの記録でもある。本種は，次の形態的特徴から日本周辺に棲息する近縁種と区別することができる。(1) 第3腹節の正中稜に溝がある。(2) thelycumの第4胸脚間に貯精嚢に向かって走る溝を持つ1対の棘を有する。(3) petasmaの左葉先端に1棘を持つ。本種の色彩はキシエビ *M. dalei* に類似しているが，不規則な赤い斑紋がより鮮明である。採集個体数が少ないことと採集された季節が限られていることから，本種の土佐湾における出現は無効分布の一例かもしれない。

1997年1月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績A第51号 (Contribution No. A51 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
阪地英男：南西海区水産研究所高知庁舎　〒780　高知県高知市桟橋通6–1–21 (H. Sakaji: Nansei National Fisheries Research Institute, Kochi Station, 6–1–21 Sanbashidori, Kochi 780, Japan)
林　健一：水産大学校　〒759–65　山口県下関市永田本町2–7–1 (K.-I. Hayashi: National Fisheries University, 2–7–1 Nagata-honmachi, Shimonoseki 759–65, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 21–90

人為的環境改変の魚類資源への影響に関する数理学的評価手法

小 出 水 規 行

Quantitative Methods for the Assessment of Effects of Human Activities on Fish Resources

Noriyuki Koizumi

Human activities such as reclamation, water pollution, stream channelization, etc. in coastal areas, rivers and streams cause a lot of damage not only to the fish resources but also to the entire ecosystem. The establishment of quantitative methods to assess the effects of human activities on fish resources are required both socially and scientifically. This study was done with the intention of establishing quantitative methods for both temporal and spatial changes of fish resources under various human activities.

Chapter one comments on the necessity and place in fisheries science for assessment methods, and reviews this subject up to present, and details the desirable methods to assess anthropogenic impacts.

In chapter Ⅱ, relative index of the effects of human activities (S) based on temporal changes of composition in the ratios of two fish species was examined by the Change-In-Ratio method. S is expressed as follows; $S = [(1 - p_1)p_2]/[p_1(1 - p_2)]$, where p_1 and p_2 are the ratios in period 1 and 2. It is equivalent to an index of the relative tolerance (*i.e.* survival rate) for each fish species to human activities and also an index of the quality of the fish habitat. Setting X and Y species, S indicates that X species is S times more tolerant than Y species to human activities. On the assumption that in the case of a stream survey, the means and variances of each estimator S and ratios were estimated by the sampling theory. Effects caused by weir construction were assessed using artificial data for the Japanese pale chub, *Zacco platypus* and the Japanese dace, *Leusiscus hakonensis*. The means of the two estimators obtained from the stratified random sampling on the riverbed types were more precise than those for the simple random sampling. Away from the sampling strategies, it was indicated that the variance of S could be used as a conservative variance by means of the Bootstrap method. The degree of bias in the mean of S derived from the relative sampling probability between the two fish species was examined, and the method to estimate the relative sampling probability was introduced. Estimates of the biased S and other estimators were corrected by the relative sampling probability estimated.

In chapter Ⅲ, the *IBI* (*Index of Biotic Integrity*) proposed by Karr (1981) has been applied as a synthetic quantitative index for the fish community. The classic *IBI* is composed of 12 metrics to assess the attributes of the fish community, and indicates the sum of the scores of all metrics which are given numerical values of $5 \cdot 3 \cdot 1$. The higher the *IBI* value the effects of the human activities on the fish community is lower. *IBI* values for the lower and middle reaches of the seven streams in the Kanto district were calculated using the census data for Japanese rivers in 1990, and were compared with each other. In consideration of the biological and ecological characteristics of the Japanese stream fishes, the *IBI* was modified to 10 metrics in this study. *IBI* (maximum score: 50) on the seven streams were

calculated as follows; the *Kuji*, 40; the *Naka* in Ibaragi and Tochigi Prefectures, 36; the *Fuji*, 34; the *Edo*, 32; the *Tama*, 30; the *Naka* in Tokyo and Saitama Prefectures, 20; and the *Tsurumi*, 20 respectively. The relationship between the *IBI* and the land use of the watersheds were examined by analyzing topographical maps. The *IBI* gave a positive correlation with the area of forest in the watershed, and a negative correlation with the riparian urban area.

In chapter Ⅳ, the *GLM* (*Generalized Linear Model*) has been used to identify factors that cause effects by human activities on fish resources. The *GLM* was extended to be applicable to any models with easing the flame of the normal distribution for classic linear normal models.

The *GLM* for an analysis of the multiple regression type was carried out to assess the effects of urbanization on stream fish resources in terms of spatial changes on the 24 streams in Tokyo Prefecture. The *IBI*, number of individuals of each of four fish species and the total number of the four fish species selected in the stream fisheries were adopted each as response variables, and five quantitative and three qualitative environmental factors on the fish habitat were adopted as the explanatory variables. Also I used standard multiple regression analysis and quantification theory type I. Fitness propriety of the three methods was decided by *AIC* (*Akaike Information Criterion*). Results gave the minimum figure for *GLM* for each of the response variables, and at the same time *AIC* identified *GLM* as the best among the three methods. The coefficients of determination were larger in the case of *GLM* for *IBI* and the number of individuals of Japanese pale chub and the total of the above mentioned fish species than those of the other response variables. The coefficients of the explanatory variables (*i.e.* the environmental factors) for these *GLM* indicated that a high BOD, presence of odor and the absence of running water were not desirable factors for fish habitat quality.

Direct assessment of effects of stream channelization on the fish habitat was performed after removing the seasonal temporal factor. The data were collected from fish sampled during the processes and periods of the stream channelization on a stream in the Chubu district. The number of individuals of Japanese pale chub was adopted as the representative quantitative index of the fish habitat quality. Log-linear models of the *GLM* type showed that the stream channelization reduced the fish habitat quality to 32～53% of original level.

Effects of an artificial weir on the upstream migration of ayu, *Plecoglossus altivelis* were assessed. Artificial data of four weirs which differed in the structure of the fish passage and height of weir were analyzed with the use of unbalanced replication in the experimental survey among the weirs. *GLM* was applied to two-factor analysis of variance with unbalanced replication type. It was demonstrated that for weir in which the height was large and the fish passage was absence prevented ayu migrating for the upstream.

In chapter Ⅴ, I discuss the connection among assessment methods adopted in this study, and also suggest assessment survey designs. Standard fish population dynamics methods, the quantification of environment and time series analyses should also be introduced to the assessment methods, and I refer the perspective in the subject of this study. At the same time, I consider forecast assessment methods, and emphasize that there is a pressing need for the stock assessment of aquatic organisms in coastal areas by means of the assessment methods established in this study.

Key words: human activities, stream fish resources, change-in-ratio method, index of biotic integrity, generalized linear model

目　　次

第Ⅰ章　序　　論
第Ⅱ章　Change-In-Ratio 法による 2 魚種の相対評価
　第 1 節　環境影響相対指数の検討
　第 2 節　不等採集確率の克服
　第 3 節　堰の建設評価
　第 4 節　考　　察
第Ⅲ章　Index of Biotic Integrity による群集評価
　第 1 節　環境改変と群集評価手法
　第 2 節　関東地方の河川魚類の評価
　第 3 節　考　　察
第Ⅳ章　Generalized Linear Model による影響評価
　第 1 節　Generalized Linear Model および従来の手法との関連性
　第 2 節　都市化要因の評価
　第 3 節　河川改修の評価
　第 4 節　人工構造物の評価
　第 5 節　考　　察
第Ⅴ章　総合考察
　第 1 節　各章の関連
　第 2 節　調査計画の提言
　第 3 節　水産資源解析手法の導入
　第 4 節　予測評価手法
第Ⅵ章　総　　括
謝　　辞
文　　献

第Ⅰ章　序　　章

人間は社会や経済の発展のため，生活水準の向上のために，沿岸や河川の環境を人為的に改変してきた。工場建設や宅地造成に伴う埋立て・干拓，工場排水や生活排水に伴う水質汚濁・富栄養化，治水や利水に伴う河川改修・ダム湖造成などが全国各地で行われてきた。これらの人為的環境改変（環境改変）は魚類資源をはじめとする様々な生物の生息，行動，成長，再生産などにあらゆる影響を及ぼし，ひいては生態系全体にわたって大きな打撃を与えている。Table 1–1 には例として，河川における環境改変が魚類資源に与える影響をいくつか取り上げた。環境改変の種類と内容によって魚類資源に及ぼす影響はそれぞれ異なることが理解できる。一方，人為的環境改変は魚類資源に悪影響（Table 1–1）を及ぼすものだけではない。魚道や魚巣ブロック，人工淵や人工魚礁などの人工構造物は魚類資源の生息や再生産を助長する。

近年，新聞や雑誌，その他の広報機関の紙面でも見られるように，環境に対する人々の関心は大いに高まりつつある。なかでも，地域的あるいはごく身近な環境において，より多くの生物が生存でき，かつ人間生活も潤うような環境開発技術の導入が切望されている。工学的研究分野ではこれらの期待に応えるかのように，生物にとっての生息場所や生態系の保全を意識した，いわゆる地球にやさしい開発技術の導入が手掛けられている（大野 1988，佐久田 1988，リバーフロント整備センター 1990，中村 1991，リバーフロント整備センター 1992，リバーフロント整備センター 1993，玉井ら 1993，磯部 1994，建設省河川局治水課 1994，リバーフロント整備センター 1994，中村 1995）。河川環境においては，多自然型河川工法と呼ばれる従来と異なる技術が適用されている（リバーフロント整備センター 1990，リバーフロント整備センター 1992，建設省河川局治水課 1994，リバーフロント整備センター 1994）。

人為的環境改変の魚類資源への影響は，魚類資源が人間と様々な関係をもつことから，最終的には漁業，釣り（レジャー），景観などの人間活動にまで及んでくる。魚類資源を対象とする影響評価手法の開発と確立は，新たな開発技術の適用に関する評価も含めて，現在，社会的・学術的に極めて強く要請されている。そして今後，得られた評価に基づく環境の改善や修復を行い，環境管理を踏まえた魚類資源管理が，魚類と人間とのよりよい関係を永続させるために必要である。

本研究では，魚類資源管理を目標として，これまで主に定性的評価で留まっていた影響評価を，個体数変動を利用して数量的評価が得られ

Table 1–1. Effects of human activities on stream fish resources (modified from Yates 1988)

Human activies	Sources	Effects on stream fish resources and habitat
Siltation	Streambank erosion; streamside construction; road cut-and fill; logging of slopes; soil compaction; landslides and mass wasting.	Can destroy spawning beds; kill fish eggs and alevins; irritate fish gills; reduce aquatic insect populations; reduce reservoir capacity; and fill stream channels, causing flooding.
Dams	Hydroelectric dams; flood control dams; water storage impoundments; irrigation diversions.	Convert fast-flowing streams to lakes; delay or block upstream migration of adult salmonids and downstream migration of smolts; adults and smolts killed by nitrogen narcosis below outflows, smolts killed passing through turbine generator penstocks.
Water diversion	Diversions for household and drinking water; farm irrigation; livestock watering; industrial cooling and wastewater.	Lowers streamflows in summer; raises water temperatures; unscreened diversion intakes can strand fish.
Salmonid migration barriers	Dams; poorly designed culverts; logjams; waterfalls; chutes; areas of depleted oxygen.	Prevent adult anadromous fishes from reaching spawning beds; prevent outmigrating smolts from reaching sea.
Toxic chemicals	Storage tank leaks; accidental spills; "midnight dumping;" industrial wastewater; runoff of excess agricultural pesticides and herbicides; household toxic wastes.	Kill, sicken, mutate, or lower reproduction potential of all aquatic animals (and their predators, including people); contaminate drinking water; interfere with sewage treatment processes.
Excess fertilizer	Crop and dairy farms; golfcourses; lawns; gardens, pastures.	Causes oxygen-depleting algal blooms; changes water chemistry.
Sewage	Sewage treatment platns; combined sewer overflows; leaking septic tanks; dairy farms; livestock; food processing plants.	May introduce disease pathogens; creates biological oxygen demand, which reduces dissolved oxygen; often contains toxic organic chemicals and heavy metals.
Riparian devegetation	Logging; pasture clearing and livestock grazing; housing and commercial development.	Can raise stream temperatures; destabilize streambanks, causing erosion; remove nutrients by removing source of fallen leaves and streamside insects; increase sedimentation; reduce recruitment of large woody debris necessary for stream structure.
Instream gravel mining	For cement, roadfill, and other construction purposes.	Increases sedimentation; removes spawning gravels; strands juvenile salmonids.
Stream channelization	Road building; wetland drainage; flood control; irrigation.	Increases current velocity and bank erosion; removes critical fish rearing and spawning habitat; reduces habitat diversity, greatly simplifying the biotic community.
Urbanization	Growth and concentration of human populations.	Paves watershed, preventing infiltration, quickening runoff, augmenting flood and drought; adds oil, antifreeze, industrial and household toxic wastes to storm runoff; may include channelization and rerouting of streams; riparian devegetation; dumping of trash; degrades water quality; impacts stream wildlife.

る数理学的手法について検討と考察を行った。

水産分野での位置づけ

現在，水産学分野では，魚類資源が漁業や諸産業を通じての経済や社会，人間の食生活に深く関連することから，人為的環境改変による影響評価の研究は漁業環境アセスメント分野で模索・検討されている。1983年に開催された日本水産学会春季大会のシンポジウムでは（吉田多 1983），東京湾の漁獲生産量と環境改変との関連性の考察（清水 1983），環境改変がもたらす環境変化の予測と評価の方法（吉田陽 1983，中田 1983），漁業への影響予測と評価に関する手法（平野・中田 1983，大槻 1983，長谷川 1983）が大きな話題として挙げられた。生物指標法（吉田陽 1983），生態系モデル法（中田 1983），構造モデル法（平野・中田 1983），マトリックス・ネットワーク法（大槻 1983）などの（予測）評価手法も紹介されている。さらに，沿岸海域の富栄養化と生物指標（日本水産学会 1982），漁業と環境（吉田 1984），環境化学物質と沿岸の生態系（吉田 1986），漁場環境容量（平野 1992），水産と環境（清水 1994）などをテーマとするシンポジウムも開催されている。漁業環境アセスメントにおける影響評価の研究では，物理学的・化学的な環境変化，生物に関しては微生物やプランクトンなどの魚類よりも栄養段階の低い生物の個体数変動に基づく評価が中心である。魚類資源の個体数変動の解析や環境との定量的な関係評価については，現在のところ十分に取り組まれていない。

一方，魚類資源の個体数変動を解析対象とする水産資源解析学分野では，人為的環境改変をテーマとするシンポジウムは無論のこと，研究そのものについてもあまり取り扱われていない。水産資源解析学に代わって，これまで水生生物を対象とする生物学的・生態学的研究分野が魚類資源を対象とする影響評価の研究に取り組んできた。水産資源解析学では，いわば漁業が魚類資源に及ぼす影響評価の研究が主体となり，統計学や数学などの統計数理学的手法を巧みに利用して資源動態の解析と評価が行われてきた。漁業者が一番知りたい「この海域に何尾位いて，どのくらい漁獲してもよいのか」（松宮・小出水 1995）という問題に対処してきた。近年では，漁獲のあり方を勘案して，資源管理へと結び付ける研究も盛んに行われている（長谷川 1985，Deriso 1987，田中 1988，Clark 1991，Mace and Sissenwine 1993，Mace 1994，Myers *et al.* 1994，桜本・船越 1994，船越・中村 1995，原田・松宮 1995，松田 1995，中村 1995，桜本 1995，山田・田中 1995，松宮 1996a, b など）。

魚類資源の中でも，多くの漁業対象種は沿岸において生産される。沿岸は人為的環境改変が著しく，環境改変による影響は漁業にまで及ぶ。漁業を対象とするだけではなく，環境改変の魚類資源への影響評価も水産資源解析学の研究対象として避けて通れない。現在，人為的環境改変による影響の波及問題は地球規模にまで発展しており（清水 1994），環境改変による影響評価は様々な研究分野で検討されている。水産資源解析学も環境改変に伴う魚類資源変動の要因解明に向けて，影響評価研究の枠組みに加わる必要がある。以上の背景を踏まえて，本研究では水産資源解析学の観点から評価手法のあり方を示している。

従来の影響評価

これまでの人為的環境改変の魚類資源への影響評価に関連する研究事例や報告書について，以下のようにとりまとめた。水産資源解析学分野においては，土井ら（1973）による瀬戸内海のクルマエビ漁獲量が，埋立て面積 1 km^2 増すごとに 6 トン減少するという結果が得られている。土井ら（1973）の報告では，下記の研究事例と比較して，相関分析を利用した定量的評価を行っていることが大きな特徴である。

河川の水生生物を対象とする生物学や生態学分野では，ダム湖造成にともなう魚類資源への影響評価の研究事例として，森ら（1967），伊藤・水野（1977），水野（1979），伊藤・水野（1979），水野（1985）などがある。河川改修に関連する研究事例については水野（1983），水質汚濁に関しては水野（1965）などで取り組まれてい

る。以上の研究事例は主として，環境改変前の魚類調査に基づき，環境改変による影響を定性的に予測したものである。伊藤・二階堂（1966）と水野・伊藤（1982）は，ダム湖造成が魚類の生息分布に及ぼす影響を評価するため，造成前・造成後と造成前・造成中にそれぞれ調査を行っているが，結果を単純に比較したに過ぎない。多摩川におけるダム湖放水による影響調査（東京都水産試験場 1987）についても，過去の記録との比較評価にとどまっている。これまでにもいくつかの調査記録が発表されてはいるが（福嶋ら 1987，福嶋 1990，福嶋ら 1990 など），定量的な数量解析には及んでいない。

沿岸に関しても河川における影響評価の研究事例と評価のあり方に大差はない。例えば，横浜市では 1976年以降，人工海浜や人工島の造成による影響を見積もるための継続的な魚類調査が行われている。調査結果に関連する報告書には，種数や個体数変化が記載されているだけであり（林ら 1989，林ら 1992，工藤 1995），数理学的手法による影響評価には至っていない。確立された評価手法がないことや調査方法に問題があり，定量的・客観的評価が多くの研究事例で欠けている。

影響評価のとらえ方

上記の研究事例に鑑みて，本研究では人為的環境改変に関連する魚類資源の個体数変動を数量的に評価する手法について検討した。実際，魚類資源の変動には環境改変以外にも，漁獲，放流，釣り，自然，季節などの様々な要因が関係すると考えられる。一つ一つの要因について影響評価を行うことは，ある意味においては正攻法であるが，魚類資源に影響を与えるすべての要因の把握さえ，現実的には不可能である。本研究では人為的環境改変が魚類資源に与える影響の最も主要な要因となり，他の要因が及ぼす影響については考慮するに及ばない事例を検討した。影響評価の対象として，過剰な漁獲と放流，魚類の大きな移動と回遊による影響の大きい沿岸域を避け，人為的環境改変が明確であり，さらに生息場所を空間的に比較しやすい河川環境を選択した。

上記の研究事例における解析データには，人為的環境改変後や長期間のものが含まれていない。人為的環境改変による影響評価は環境改変前後の比較が基本であり，環境改変後のデータ欠落は評価を不可能にさせるだけではなく，定量化する上でも大きな欠点となる。環境改変後の調査の必要性は森ら（1967）や吉田ら（1983）でも強く主張されたことである。本研究では，長期間データを利用した影響評価に関しては，データ入手そのものが難しいため，時間的変化の評価については環境改変前・改変後などのカテゴリーや短期間データを取り扱う。時間的変化の評価ができない場合は，環境改変前が類似していたと仮定して，環境改変後に相当するデータの空間的変化について評価した。

本研究の構成は次の通りである。第 II 章では，2 魚種を取り扱った相対的な影響評価の手法として，個体数組成の時間的変化に基づく‘環境影響相対指数’を検討した。環境影響相対指数は *Change-In-Ratio 法*に基礎をおき，環境改変に対する 2 魚種の相対的耐性や生息環境の指標値となる。第 III 章では，魚類群集を対象とする影響評価の手法として，群集構造の変化を総合的に評価する数量的指数を検討した。Karr（1981）と Karr and Dudley（1981）により提唱され，‘人間活動が群集に与える影響評価指数’として定義されている *Index of Biotic Integrity* を応用した。第 IV 章では，魚類資源に影響を及ぼす人為的環境改変の影響要因の模索手法として，*Generalized Linear Model* を利用した。さらに，本手法では従来の統計学的手法を統一的に取り扱えることから，これまでの統計学的手法でも検討可能な影響評価も行った。第 V 章では総合考察を行った。

記号と用語の説明

記号一覧

本研究で使用した記号については，おおむね本文中で説明している。ここでは，一時的に添字あるいは変数として用いたものは除いて，主要な記号を一覧にして示す。記号の付け方は基

本的には慣用に従い，できるだけ重複を避けるよう努めた。原則としてアルファベット順に従うが，並列して記述するのが適当なものは続けて示した。解析に適用した記号の単位は，本文中および図表上に示している。

記　号	定　義
AIC	*Akaike Information Criterion*（赤池情報量規準）
C	定数
Cov	共分散
CPUE	*Catch Per Unit of Effort*（単位努力あたり漁獲量・採集個体数）
E	期待値
i	データ数，調査定点数
IBI	*Index of Biotic Integrity*
j	調査時期数
L	層別数
n	データ数
N	生息総個体数
$N(0, \sigma^2)$	平均が 0，分散が σ^2 の正規分布
p	比率，要因変数の数
r	相関係数
R	生息総個体数の差
S	環境影響相対指数
u	漁獲率
U	生息場所としての価値
V	分散
W	標本個体数の相対値
X	生息個体数
x	標本個体数，要因変数
Y	生息個体数，目的変数
y	標本個体数
α, β, γ	要因効果，偏回帰係数
ε	誤差
θ	要因変数の係数
λ	不等採集確率比
μ	全体の平均
σ^2	正規分布の分散
τ	Kendall の順位相関係数

用　語

用語については主として，河川生態環境工学（玉井ら 1993）に関連するものを取り上げた。原則として五十音順に列挙した。

一級河川・二級河川：主要な河川は行政的には河川法に従って指定され，管理者の違いにより建設大臣管理の一級河川，都道府県知事管理の二級河川，市町村長管理の準用河川に分類指定される。河川法の対象外の河川は普通河川と呼ばれる（玉井ら 1993）。

河床型：河川は水深や流速などの分布状態の違いにより，次の 2 つあるいは 3 つの構成要素に区分される（可児 1978）。

①淵：深くて流れの緩い場所

②瀬：浅くて流れの早い場所（瀬はさらに，2 つに分けられる）

(1)平瀬：波立たずに水が流れる場所

(2)早瀬：波立って水が流れる場所

河川流域：ある河川に流入する水の集水範囲または集水域を意味する。河川の途中地点より上流側を示す場合にも使用される。河口地点における流域の面積をその河川の流域面積という。

河川流路延長：河川本流の水源から河口までの距離を指す。幹線流路延長とも呼ぶ。

河　道：河川の流水が流下する土地空間を指し，通常は堤防または河岸と河床で囲まれた部分（Fig. 1–1 の Bankfull width）に対応する（鮭川ら 1992）。

河　畔：河川の周辺区域を示す（Fig. 1–1）。本研究では，環境庁の自然環境保全基礎調査（環境庁 1987）に準拠し，河畔を‘河川の後背地で河川区域の外側 100m の区域’と定義する。

潅　漑：水路により水田などの農耕作物地に必要な水を引くこと。

魚　道：魚介類の遡上を困難あるいは不可能にする障害物（堰やダムなど）がある場合，遡上を容易にするように作られた水路や装置の総称である。構造の違いにより 4 タイプに区分され，①プールタイプ（プールが連続しているもの），②水路タイプ（水路内の流れに大きな流速分布を付けるもの），③オペレーションタイプ（人為的操作を必要とする

もの)，④その他のタイプがある(中村 1995)。

護　岸：堤防や河岸を流水による浸食・洗掘から保護する人工構造物のこと(Fig. 1–2)。堤防や河岸の法面(表面)を被覆する法覆工，法覆工の洗掘を防止する法留工(基礎工)からなる。流勢(流れ)の強い場所では，さらに根固工(護岸の先や河床に人工構造物を設置)が行われる。

堰：各種用水の取入れや河川流量の調節などのために，水路を横断して設け，水位をせき上げる人工構造物を指す(Fig. 1–2)。操作が可能な水門をもち水位の調節ができるものを可動堰，水位調節機能がないものを固定堰という。状況に応じて魚道や水たたき(洗掘防止や水流の安定を目的に堰の下流側に設置)などが付設される。特に河口に設置され，潮止め(塩水逆流防止)や水資源開発の機能を持つものを河口堰という。

日本版レッドデータブック：IUCN (国際自然保護連合)は，世界的な規模で絶滅の恐れのある動植物の種を選定し，その生息状況等を的確にするための資料としてレッドデータブック(1966 年初版発行)を作成した。日本でも環境庁により国内の野生生物を対象に同様の作業が行われ，日本版レッドデータブックである『日本の絶滅のおそれがある野生動物　脊椎動物編』(環境庁 1991)などが発行された。日本版レッドデータブックの掲載種は，絶滅種，絶滅危惧種，危急種，希少種，地域個体群の 5 つのカテゴリーに区分されている。

Bb 型：可児 (1978) は，①蛇行区間における瀬と淵の分布と②瀬から淵への水の流れ込みの状態の 2 つの観点により，河川形態を分類する方法を提唱した。①についてみると，上流では一つの蛇行区間に多くの瀬と淵が交互に出現するのに対し，下流～中流

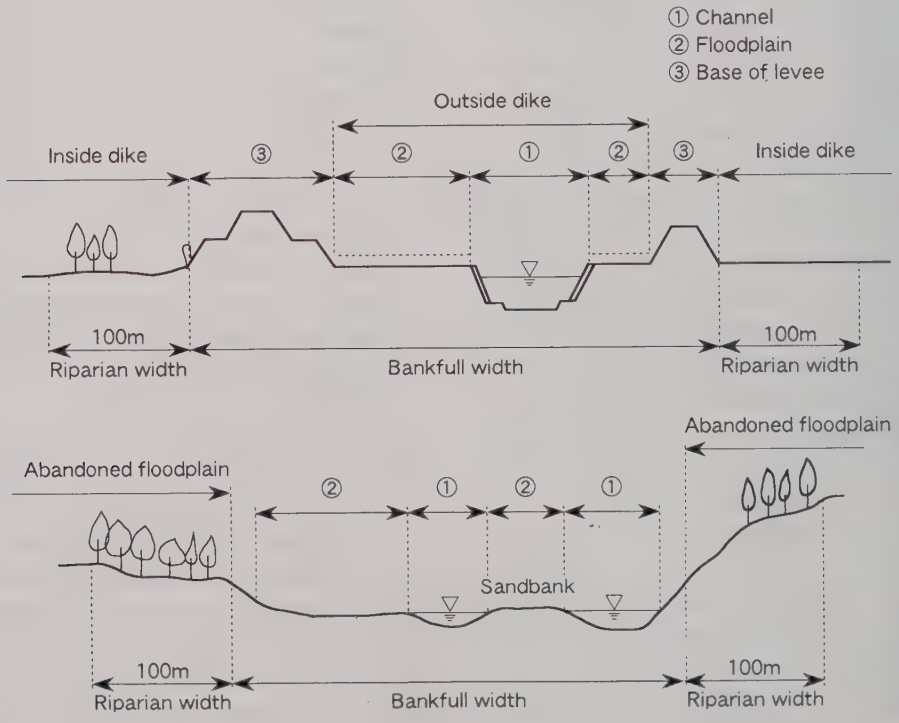


Fig. 1–1. Representative cross section of stream (modified from the Environmental Agency 1987).

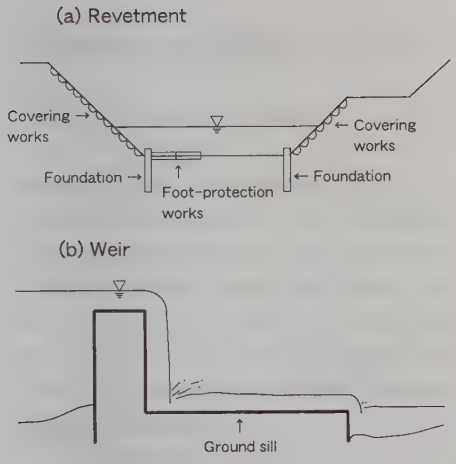


Fig. 1–2. Outline of structure for revetment (a) and weir (b).

では瀬と淵が1つずつしかない。前者のような地形的形態をA型，後者をB型とする。②に着目すると，上流では滝のように落ち込むのに対し，中流では落ち込みはないが白く波立って流れ込み，下流では波立たずに流れ込む。各々をa型，b型，c型とする。①と②の特徴は互いに関連しており，A型は常にa型，B型はb型とc型の所でみられるので，両者を組み合わせるとAa型，Bb型，Bc型の3型を区分できる。さらに，中間的な河川形態をそれぞれAa-Bb移行型，Bb-Bc移行型とする。日本では，河川形態の特徴をあらわすのに多用されている。

ミティゲーション：環境開発の影響をできるだけ小さくするとともに，失われる環境の代償を積極的に創り出そうとする制度をいう。①環境への影響の回避，②環境への影響の最小化，③環境への影響の代償措置の3段階を踏んで実行される。アメリカでは環境保護運動の高まりにより，1970年代から順次整備が進められてきた。

第Ⅱ章　Change-In-Ratio 法による2魚種の相対評価

人為的環境改変の魚類資源への影響は魚種や環境改変の種類によって大きく異なる（Table 1–1）。これは各魚種の生物学的・生態学的特徴が異なるためであり，環境改変前後の魚種別個体数組成を変化させる。個体数組成の変化は環境改変に対する耐性を意味し，これまでにも魚類相の変化として，魚種の耐性に関する研究事例が報告されている（伊藤・二階堂 1966，水野・伊藤 1982，工藤 1990，水野・御勢 1993，島谷ら 1993，工藤 1995）。ただし，多くの研究事例では，ある魚種の割合は増加，または減少したなどの定性的評価の段階に留まっている。各魚種の環境改変に対する耐性評価は，その後の魚種別・目的別（漁業対象種・釣り対象種など）の魚類管理を行う場合，どのように環境を改変あるいは維持すれば，対象魚類に及ぼす影響が少ないかなどの基礎的情報として利用できる。本章では，環境改変による影響として，魚類資源の耐性を数量的に評価する手法について検討するため，個体数組成の変化から資源量を推定する *Change-In-Ratio 法*（*CIR 法*）を評価手法として応用した。

*CIR 法*は一般に，標識と非標識，雄と雌，親と子供，A種とB種，天然魚と放流魚などの2型の動物の2時期における個体数組成の変化から，生息個体数（資源量），生産力（増加率），捕獲率（漁獲率），生残率などの生物資源学的パラメータを手づる式に推定する簡便な手法である。1回の *CIR 法*は標識放流の *Petersen 法*に相当し，Paulik and Robson（1969）は17組の実例と3つの図により本手法を説明している。*CIR 法*では，2時期間の個体数組成の変化は捕獲，自然死亡，加入，移出のいずれか1つに基づくと仮定されている。経済的価値や行動の差異などから，2型の捕獲率，とられやすさ，漁具の選択性，生活形態などが異なる動物に対して考案された手法である。

Conner *et al.*（1986）はアメリカ Maryland のシカ資源量の推定に *CIR 法*を適用し，資源量の推

定精度について概説した。シカは角の有と無（雄と雌）で2型の識別計数が容易であり，角の高価な雄は雌よりも選択的に狩猟されているためである。Chapman and Murphy（1965）は漁獲調査による *CIR* 法に自然死亡を導入した。これは *Murphy* 法を含むコホート解析の先駆的研究という点で興味深いが，実用的価値は低いものとなっている。*CIR* 法は資源量推定法の中でも少ない情報量で利用でき，さらに個体数組成の調整により資源管理にも結び付けることができる。シカ資源をはじめとし，オットセイ資源では資源保護のために独身の雄のみ捕獲する。クジラ資源に対しても類似した管理方策が実施されており，このような差別的捕獲を実施している場合，*CIR* 法の適用は有効である。

水産資源解析学分野では，*CIR* 法は漁獲統計資料に基づく資源評価法のうち，漁獲努力量と年齢組成を必要としない簡便な手法として位置づけられている（松宮 1994）。漁業から独立した小規模な調査でも簡単に結果を得ることができる。松宮・小出水（1995）は，Paulik and Robson（1969）を中心とする *CIR* 法の諸論文による生物資源学的パラメータに関する統計学的計算法を，水産資源の評価に適用して資源管理への活用も模索した。*CIR* 法についての詳細な統計学的理論の内容は Chapman（1955）に解説されており，能勢ら（1988）にも間接的な資源量推定法として取り上げられている。

本章では，*CIR* 法を利用して人為的環境改変が2魚種に与える影響を相対的に評価するための手法の開発と確立を目標とした。環境影響相対指数の適用にあたって，従来の *CIR* 法の計算手順を概説し，影響評価に利用するための考え方を検討した。2魚種の個体数組成や環境影響相対指数の推定精度を高めるため，層別ランダムサンプリングを適用した場合の組成や環境影響相対指数の平均と分散を導出した（第1節）。不等採集確率という調査時の個体に関する相対的な採りにくさの克服（第2節），仮設的データによる堰の建設が2魚種に与える相対的な影響評価（第3節），第4節においては本章の考察を行った。

第1節　環境影響相対指数の検討

Change-In-Ratio 法

CIR 法は魚類資源をはじめとする野生動物の資源量推定法として考案された手法である。本手法は2型の動物の2時期における個体数組成の変化から，生息個体数，生産力，漁獲率，生残率などを芋づる式に推定できる簡便な方法である。*CIR* 法では，Fig. 2–1 に表示しているような個体数変動が仮定されている。前述で取り上げられている引用文献（Chapman 1955 など）に従うと，次の2・1式が基本式となる。

$$p_2 = \frac{p_1 N_1 - R_X}{N_1 - R} \qquad (2 \cdot 1)$$

これより，

$$N_1 = \frac{p_2 R - R_X}{p_2 - p_1}, \quad X_1 = \frac{p_1(p_2 R - R_X)}{p_2 - p_1},$$
$$N_1 = X_1 + Y_1, \; N_2 = X_2 + Y_2,$$
$$p_1 = \frac{X_1}{N_1}, \; p_2 = \frac{X_2}{N_2}, \qquad (2 \cdot 2)$$
$$R_X = X_1 - X_2, \; R_Y = Y_1 - Y_2,$$
$$R = R_X + R_Y = N_1 - N_2$$

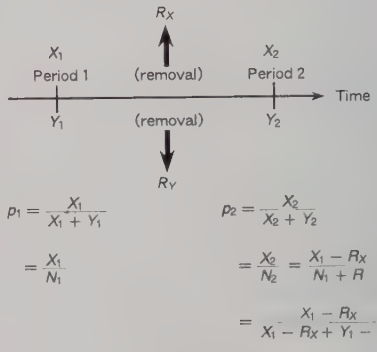


Fig. 2–1. Diagram of population dynamics of *X* and *Y* species on *CIR*, *Change-In-Ratio* method. Symbols are defined in text.

ここで，N_1 と N_2：時期 1 と時期 2 の生息総個体数，X_1 と X_2：時期 1 と時期 2 の X 種（型）の生息個体数，Y_1 と Y_2：時期 1 と時期 2 の Y 種（型）の生息個体数，p_1 と p_2：時期 1 と時期 2 の生息総個体数（N_1 と N_2）に対する X 種の生息個体数の割合（比率；*CIR 法*では原則として必ず既知であり，比率は現場調査によって推定できる），R_X と R_Y：X 種と Y 種の時期 1 と時期 2 の生息個体数の差（時期 1～2 に漁獲，採集された場合はプラス，加入，再生産があった場合はマイナスとなる），R：R_X と R_Y の合計または時期 1 と時期 2 の生息総個体数の差（漁獲された場合はプラスとなる）である。

*CIR 法*の長所（①と②）や条件（③～⑥）は下記のように列挙できる。

①結果を得るための調査や計算が簡単である。

②対象種を殺すことなく目視だけで比率がわかる（陸上動物の場合では，個体遭遇確率となる）。

③2 種（3 種以上は不可）のとられやすさ（*vulnerability*）などに相違がある。

④p_1 と p_2 に差がある（p_3，p_4 などを含む拡張も可能である）。

⑤④を生じさせる時期 1～2 の生息個体数の減少や増加（R_X と R_Y および R に相当する）は，漁獲や放流，自然死亡や再生産，逸散や加入のうちいずれか 1 つである。

⑥p_1 と p_2 を得るための漁具や採集用具に選択性がない（R についてはこのような条件なし）。

松宮・小出水（1995）は *CIR 法*の計算手順を次の 5 段階に整理し，各々のステップに例題を加え，具体的な適用例として‘アユの放流効果の算定’を取り上げている。下記には *CIR 法*の概説として松宮・小出水（1995）による手順を記載した。ただし，本章で直接関連するのは，比率だけを取り扱ったステップ 0 と 1 だけである。

ステップ 0：時期 1 と時期 2 の比率である p_1 と p_2 の異同を検定する。検定方法として，正規分布近似法や 2×2 分割表による χ^2 検定などがあり，藤沢（1978），藤井（1983），脇本ら（1984）などの統計学の教科書に説明されている。$p_1 = p_2$ という帰無仮説が棄却されない場合は，次のステップに進まずに別の手法を適用する。2・2 式からわかるように，$p_1 = p_2$ になると分母が 0 となり計算できないパラメータ（N_1 と X_1 など）が存在する。

ステップ 1：p_1 と p_2 のみ得られる場合は，

$$S = \frac{S_X}{S_Y} = \frac{X_2}{X_1} \Big/ \frac{Y_2}{Y_1} = \frac{N_2 \cdot p_2}{N_1 \cdot p_1} \cdot \frac{N_1(1-p_1)}{N_2(1-p_2)} = \frac{1-p_1}{p_1} \cdot \frac{p_2}{1-p_2} \qquad (2 \cdot 3)$$

により，2 種の生残率の相対比が求められる。ここで，S_X と S_Y は時期 1～2 の X 種と Y 種の生残率をあらわす。S は‘環境影響相対指数’として生息環境に対する生残の相対的指標値となり，下記にて本指数の詳細な統計学的検討を行う。

ステップ 2：p_1 と p_2 の他に漁獲物中に占める X 種の割合（$\frac{R_X}{R}$）が得られた場合，

$$u = \frac{R}{N_1} = \frac{p_2 - p_1}{p_2 - \frac{R_X}{R}} \qquad (2 \cdot 4)$$

として，漁獲率 u（ここではプラス値，増加率などの場合はマイナス値であらわされる）に相当するパラメータが求められる。$\frac{R_X}{R}$ は部分抽出でよい。X 種の漁獲率は，

$$\frac{R_X}{N_1} = \frac{R}{N_1} \cdot \frac{R_X}{R} \qquad (2 \cdot 5)$$

で与えられ，X 種の回収率は，

$$\frac{R_X}{X_1} = \frac{R_X}{p_1 N_1} \qquad (2 \cdot 6)$$

となるなど，すべての比率を求めることができる。さらに，N_1，N_2，X_1，X_2，Y_1，Y_2，R，R_X，R_Y のいずれか 1 つの値がわかれば，すべてのパラメータを計算することができる。R が既知で，$\frac{R_X}{R}$（$\frac{R_Y}{R}$ も同様）がわかる場合は Chapman（1955）で論述されている。

ステップ 3：p_1 と p_2 の他に，N_1，N_2，X_1，X_2，Y_1，Y_2 のいずれか 1 つと，R，R_X，R_Y のいずれ

か1つが既知の場合，すべての数値を2・1式により計算することができる。2・3〜6式による比率に関するパラメータもすべて求めることが可能である。

ステップ4：p_1 と p_2 の他に R_X と R_Y が既知の場合も，ステップ3と同様に2・1式によりすべての数値を計算できる。2・3〜6式による比率もすべて求めることができる。

影響評価の考え方

CIR 法を利用して，人為的環境改変による相対的な影響評価を行う場合の考え方を検討する。水産資源量を推定する場合も参考にして，基本となる両者の個体数変動を Fig. 2–2 に模式的にあらわす。

水産資源量を推定するには，時期 1 を漁期前，時期2を漁期後として，漁期中（時期1〜2）の2魚種の個体数変動が，主として選択的な漁獲行為によるものと仮定する（Fig. 2–2の左図）。産業的・商業的に利用価値の高い *X* 種が，*Y* 種と比較して選択的に漁獲されると，Fig. 2–2 の左図の R_X と R_Y の大きさ（面積）が異なってくる。調査で得られる漁期前と漁期後の比率（p_1 と p_2）と漁獲量（R_X と R_Y）がわかれば，上記のステップ4により漁期前後の資源量（N_1，N_2，X_1，X_2，Y_1，Y_2）やステップ1と2による2魚種の生残率の相対比 S と漁獲率 u に関するすべての比率が計算できる。

一方，環境改変による影響評価を行う場合，時期1と時期2を環境改変前と改変後として，改変期間中（時期1〜2）の個体数変動は環境改変のみによって引き起こされると仮定する（Fig. 2–2 の右図）。本章の冒頭で記述したように，2魚種の生物学的・生態学的特徴が両種ともに異なることから，環境改変による影響の差異が個体数変動の差として反映される（Fig. 2–2 の右図の R_X と R_Y）。具体的には，R_X と R_Y は環境改変により，生息場所から移出あるいは死亡した個体数に相当する。移入や再生産による個体数の増加，漁獲や放流による影響がある程度含まれていても，本研究では環境改変による影響が大きいと仮定していることから，特に問題にしなくてよい。ただし，改変前後の比率しか入手できないため，ステップ1の環境影響相対指数のみ計算できる。2・3式に基づくと，環境影響相対

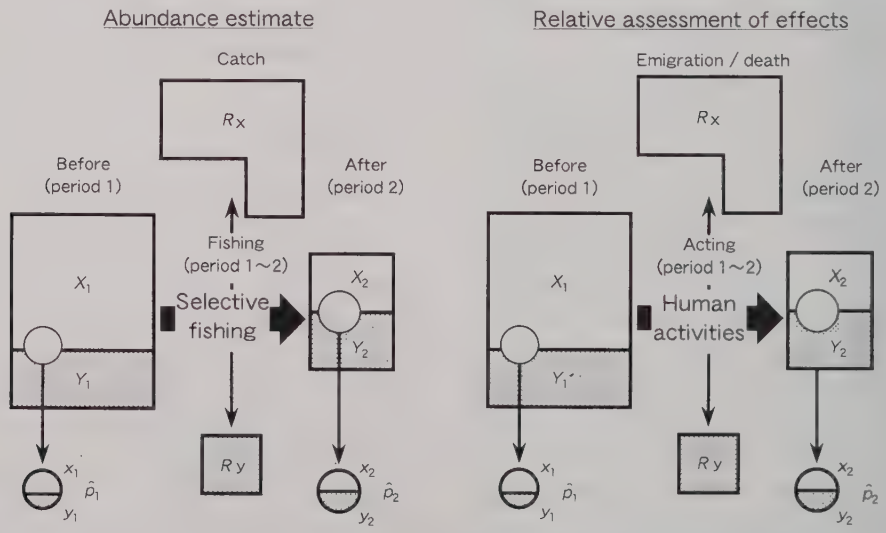


Fig. 2–2. Outline of fish abundance estimate (left) and relative assessment of effects of human activities (right) based on *CIR* method. Symbols are defined in text.

指数 S は 2 魚種の生残率の相対比であり，X 種は Y 種に比べて S 倍の環境改変への耐性力があることを意味する。

以下では，環境影響相対指数を計算するための比率は現場調査で得られるため，比率には誤差が含まれる。できるだけ誤差を小さくするには，現場の状況に適合したサンプリング方法を導入する必要があり，層別ランダムサンプリングを適用した場合の比率や環境影響相対指数の平均と分散の推定量を導出する。

層別サンプリングによる推定精度

層別ランダムサンプリングは，地形的形態の複雑さが個体数の多少をもたらす河川の魚類調査で有効であり，沿岸でも容易に適用できる。調査場所の地形的形態を基準に層別し，各層別場所でランダムサンプリングを行う方法である。層別場所の比率の標本値，$\hat{p}_1$ と $\hat{p}_2$ が 2 組以上得られた場合の平均と分散，さらに比率の関数である環境影響相対指数の平均と分散について，藤沢（1978），久野（1986），鈴木・高橋（1991）などのサンプリング理論に関する統計学的教科書を参考に推定量を導出した。

計算手順は次の 4 段階（手順 1～4）に従う。

手順 1：調査場所を L（$= 1, \cdots, i, \cdots, L$）個に層別し，各層でランダムサンプリングを行う。層別基準として，瀬・淵などの河床型を利用でき，さらに既存のデータを処理する場合は個体数の多い・少ないなども使用できる。

手順 2：各層の比率と分散を計算する。第 i 層の X 種の標本個体数を x_i，X 種と Y 種の標本個体数の合計を n_i とする。第 i 層の比率の標本値 $\hat{p}_i$ は，

$$\hat{p}_i = \frac{x_i}{n_i} \qquad (2 \cdot 7)$$

となる。分散の標本値 $\hat{V}_{(\hat{p}_i)}$ は，

$$\hat{V}_{(\hat{p}_i)} = \frac{N_i - n_i}{N_i - 1} \cdot \frac{\hat{p}_i(1 - \hat{p}_i)}{n_i} \qquad (2 \cdot 8)$$

である。ただし，X 種と Y 種の生息個体数の合計に相当する N_i は未知なので，ここでは分散における有限母集団修正項（$\frac{N_i - n_i}{N_i - 1}$）を 1 として取り扱う。

手順 3：平均に相当する層全体の比率 $\hat{p}_{st}$ と分散 $\hat{V}_{(\hat{p}_{st})}$ を計算する。両者には，各層の相対的な標本個体数 W_i を用いて重み付けを加えた。

$$\hat{p}_{st} = \sum_{i=1}^{L} W_i \cdot \hat{p}_i \qquad (2 \cdot 9)$$

$$\hat{V}_{(\hat{p}_{st})} = \sum_{i=1}^{L} W_i^2 \cdot \hat{V}_{(\hat{p}_i)} \qquad (2 \cdot 10)$$

$$W_i = \frac{N_i}{\sum_{i=1}^{L} N_i} \fallingdotseq \frac{n_i}{\sum_{i=1}^{L} n_i}$$

手順 4：環境影響相対指数 S の平均 $\hat{S}_{st}$ と分散 $\hat{V}_{(\hat{S}_{st})}$ を導出する。平均に関しては，時期 1 と時期 2 の比率の標本値，$\hat{p}_{1,st}$ と $\hat{p}_{2,st}$ を 2・3 式に直接代入すればよい。

$$\hat{S}_{st} = \frac{1 - \hat{p}_{1,st}}{\hat{p}_{1,st}} \cdot \frac{\hat{p}_{2,st}}{1 - \hat{p}_{2,st}} \qquad (2 \cdot 11)$$

分散に関しては，$\hat{S}_{st}$ が $\hat{p}_{1,st}$ と $\hat{p}_{2,st}$ の積と商により構成されていることから，デルタ法を利用して導出する。分散は次の過程を通じて得ることができる。

比率の標本値には，真の値（$p_{1,st}$ と $p_{2,st}$）に誤差（$\varepsilon_{1,st}$，$\varepsilon_{2,st}$）が含まれている。

$$\hat{p}_{1,st} = p_{1,st} + \varepsilon_{1,st},\ \hat{p}_{2,st} = p_{2,st} + \varepsilon_{2,st}$$

デルタ法を用いて，第 1 次の項までとると，

$$\hat{S}_{st} = S_{st} + \varepsilon_{1,st} \cdot \frac{\partial S_{st}}{\partial p_{1,st}} + \varepsilon_{2,st} \cdot \frac{\partial S_{st}}{\partial p_{2,st}},$$

$$(\hat{S}_{st} - S_{st})^2 \approx (\varepsilon_{1,st} \cdot \frac{\partial S_{st}}{\partial p_{1,st}} + \varepsilon_{2,st} \cdot \frac{\partial S_{st}}{\partial p_{2,st}})^2$$

である。よって，両辺の期待値（分散）をとると，

$$\hat{V}_{(\hat{S}_{st})} = E_{\{(\hat{S}_{st} - S_{st})^2\}}$$

$$= \hat{S}_{st}^2 \{ \frac{\hat{V}_{(\hat{p}_{1,st})}}{\hat{p}_{1,st}^2 \cdot (1-\hat{p}_{1,st}^2)} + \frac{\hat{V}_{(\hat{p}_{2,st})}}{\hat{p}_{2,st}^2 \cdot (1-\hat{p}_{2,st}^2)} - \frac{2\,\widehat{Cov}_{(\hat{p}_{1,st},\hat{p}_{2,st})}}{\hat{p}_{1,st} \cdot (1-\hat{p}_{1,st}) \cdot \hat{p}_{2,st} \cdot (1-\hat{p}_{2,st})} \}$$

となる。ただし，共分散 $\widehat{Cov}_{(\hat{p}_{1,st},\hat{p}_{2,st})}$ については，$\hat{p}_{1,st}$ と $\hat{p}_{2,st}$ が 1 組だけしかないために，上式では算出することはできない。ここでは，$\hat{p}_{1,st}$ と $\hat{p}_{2,st}$ との間には無相関あるいは正の相関があることを期待して（$\widehat{Cov}_{(\hat{p}_{1,st},\hat{p}_{2,st})} \geqq 0$），共分散を含む項を無視する（$=0$）ことにした。計算される分散 $\hat{V}_{(\hat{S}_{st})}$ は，実際の分散よりも大きめに見積もった保守的（*conservative*）な分散として評価される（2・12式）。

$$\hat{V}_{(\hat{S}_{st})} = \hat{S}_{st}^2 \{ \frac{\hat{V}_{(\hat{p}_{1,st})}}{\hat{p}_{1,st}^2 \cdot (1-\hat{p}_{1,st}^2)} + \frac{\hat{V}_{(\hat{p}_{2,st})}}{\hat{p}_{2,st}^2 \cdot (1-\hat{p}_{2,st}^2)} \} \qquad (2 \cdot 12)$$

第 2 節　不等採集確率の克服

環境影響相対指数に与える影響

これまでの比率を求める個体には，選択性のない漁具や採集用具が使用され，どの個体もすべて等確率で独立に採集されることを仮定した（第 1 節）。実際は，対象魚類の生物学的・生態学的特徴（俊敏性など）が異なること，同様の調査ができなかったりするために，2 魚種は等確率に採集されるとは限らない。さらに，時期 1 と時期 2 の時間的な違いにより，魚種が同じでも各時期の採集確率には差異が生じることも想定できる。既報でも，2 種間の採集確率が不等となる事例として，雄ジカは雌や子供よりも発見されにくいことが取り上げられ（Pollock *et al.* 1985），2 種間の不等採集確率の影響を克服する方法がいくつか提案されている（Pollock *et al.* 1985，Udevitz and Pollock 1991，1995）。本節では，不等採集確率が環境影響相対指数に与える影響を見積もり，これまで発表されてきた研究事例を参考にして，不等採集確率を克服するための方法について検討した。

不等採集確率は 2 魚種間と 2 時期間の両者に存在することが考えられる。魚種間だけに不等採集確率が働き，時期間では働かない（採集確率が等しい）場合は，時期 1 と時期 2 の比率，$p_{1,\lambda}$ と $p_{2,\lambda}$ を，

$$p_{1,\lambda} = \frac{X_1}{X_1 + \lambda Y_1},\ p_{2,\lambda} = \frac{X_2}{X_2 + \lambda Y_2} \qquad (2 \cdot 13)$$

としてあらわすことができる。ここで，λ は不等採集確率をあらわす比率（不等採集確率比）であり，$\lambda = 1$ のときに等確率となる。$\lambda > 1$ の場合は，Y 種が X 種よりも相対的に採集されやすいことをあらわし，一方，$\lambda < 1$ の場合は，Y 種が X 種よりも採集されにくいことを意味する。

$p_{1,\lambda}$ と $p_{2,\lambda}$ を用いて 2・3 式の環境影響相対指数 S_λ を求めると，

$$S_\lambda = \frac{1-p_{1,\lambda}}{p_{1,\lambda}} \cdot \frac{p_{2,\lambda}}{1-p_{2,\lambda}} = \frac{\lambda Y_1}{X_1} \cdot \frac{X_2}{\lambda Y_2} = \frac{Y_1}{X_1} \cdot \frac{X_2}{Y_2} \qquad (2 \cdot 14)$$

となり，環境影響相対指数は魚種間だけの不等採集確率には影響されないことを示している。同様に，時期間だけに不等採集確率が存在し，魚種間では存在しない場合も，不等採集確率は環境影響相対指数に影響を与えないことを確認できる。

魚種間に不等採集確率比 λ が存在し，さらに時期間にも存在する場合は，簡単にして 2 時期の比率，p_1 と $p_{2,\lambda}$ を，

$$p_1 = \frac{X_1}{X_1 + Y_1},\ p_{2,\lambda} = \frac{X_2}{X_2 + \lambda Y_2} \qquad (2 \cdot 15)$$

として表現できる。環境相対影響指数 S_λ を計算すると，

$$S_\lambda = \frac{1-p_1}{p_1} \cdot \frac{p_{2,\lambda}}{1-p_{2,\lambda}} = \frac{Y_1}{X_1} \cdot \frac{X_2}{\lambda Y_2} = \frac{1}{\lambda} \cdot \frac{Y_1}{X_1} \cdot \frac{X_2}{Y_2} \qquad (2 \cdot 16)$$

である。魚種間と時期間に不等採集確率が存在する場合は，通常の環境影響相対指数（2・3式）が $\frac{1}{\lambda}$ 倍になるために何らかの方法を利用して λ を推定する必要がある。

不等採集確率比 λ の推定法として，直接的推定法と理論的推定法の2通りある。直接的推定法には，試験的調査や実験による方法があり，松宮（1983）で具体的な方法がいくつか詳説されている。

推　定　法

不等採集確率比 λ の理論的推定法には，主として Pollock *et al.*（1985）と Udevitz and Pollock（1991, 1995）によって提案されたものがある。不等採集確率比の種類や推定方法は各手法ごとに異なり，Pollock *et al.*（1985）と Udevitz and Pollock（1991）は種間だけ，Udevitz and Pollock（1995）は種間と時期間の不等採集確率比を推定できる。

Pollock *et al.*（1985）の方法では，簡便かつ芋づる式に不等採集確率比 λ を推定できるが，新たに時期3の比率が必要である。時期1～2と時期2～3において，相反する1つの種のみの除去（時期1～2では X 種のみ，時期2～3では Y 種のみなど）が必要条件とされている。1種だけしか除去できない状況は現実的に想定しにくく，Pollock *et al.*（1985）の方法は実用性に欠けている。Udevitz and Pollock（1991）の方法では，Pollock *et al.*（1985）のような必要条件は課されない。時期3の比率も要求されないが，複雑な数値計算法が必要とされる。同様に，Udevitz and Pollock（1995）の方法でも数値計算が不可欠であり，Pollock *et al.*（1985）の条件や時期3の比率の代わりに，比率調査時の努力量が計算過程で必要となる。

既報による3つの理論的推定法を検討すると，環境影響相対指数への不等採集確率の影響は，Udevitz and Pollock（1995）を利用して克服できる。ただし，複雑な数値計算が要求され，各時期ごとの努力量が必要なことは，手法として取り扱いにくい面をもつ。簡便かつ芋づる式に不等採集確率を導出するため，次のような考えに基づき推定法を検討した。

環境影響相対指数に影響を与える不等採集確率比 λ は，魚種間と時期間に存在する場合であり（2・16式），時期1と時期2の比率は2・15式に対応する。ここで，

$$X_2 = X_1 - R_{X,1}, \quad Y_2 = Y_1 - R_{Y,1} \tag{2・17}$$

と書き直し，2・15式に代入すると，

$$p_1 = \frac{X_1}{X_1 + Y_1} \tag{2・18}$$

$$p_{2,\lambda} = \frac{X_1 - R_{X,1}}{X_1 - R_{X,1} + \lambda(Y_1 - R_{Y,1})}$$

となる。ここで，$R_{X,1}$ と $R_{Y,1}$ は時期1～2の X 種と Y 種の除去（環境改変によって移出あるいは死亡する）個体数に相当する。

さらに，Pollock *et al.*（1985）のように時期3の比率 p_3 を新たに加える。p_3 の条件は，採集確率が p_1 と同等であり，かつ $p_1 \neq p_3$ となることである。p_3 は，

$$p_3 = \frac{X_1 - R_{X,1} - R_{X,2}}{X_1 - R_{X,1} - R_{X,2} + Y_1 - R_{Y,1} - R_{Y,2}} \tag{2・19}$$

となり，ここで，$R_{X,2}$ と $R_{Y,2}$ は時期2～3の X 種と Y 種の除去個体数である。

2・18と19式を利用して，不等採集確率比 λ を推定するには，p_1, p_2, p_3 の他に，$R_{X,1}, R_{X,2}, R_{Y,1}, R_{Y,2}$ あるいは X_1, X_2, Y_1, Y_2 のどちらかの実測値が必要である。本章の環境改変による影響評価では，比率以外のパラメータは考えていないため（第1節），結果として不等採集確率比 λ を推定することはできない。ただし，今後何らかの手法により，除去数あるいは生息個体数が把握できることを期待して，簡便かつ芋づる式に不等採集確率比を推定する方法を下記に示す。2・18と19式に従って，X_1, Y_1, λ について解くと，

$$X_1 = \frac{p_1\{p_3(R_{X,1}+R_{X,2}+R_{Y,1}+R_{Y,2})-(R_{X,1}+R_{X,2})\}}{p_3-p_1} \quad (2.20)$$

$$Y_1 = \frac{(1-p_1)\cdot\{p_3(R_{X,1}+R_{X,2}+R_{Y,1}+R_{Y,2})-(R_{X,1}+R_{X,2})\}}{p_3-p_1} \quad (2.21)$$

$$\lambda = \frac{(1-p_{2,\lambda})\cdot(p_3-p_1)\cdot(X_1-R_{X,1})}{p_{2,\lambda}[(1-p_1)\{p_3(R_{X,1}+R_{X,2}+R_{Y,1}+R_{Y,2})-(R_{X,1}+R_{X,2})\}-R_{Y,1}\cdot(p_3-p_1)]} \quad (2.22)$$

である。もし，除去数あるいは生息個体数が得られた場合，環境影響相対指数に影響を与える魚種間と時期間の不等採集確率比 λ は，難解な数値計算法に拠らずに推定することができる。

第3節　堰の建設評価

環境影響相対指数

考え方

堰の建設がオイカワとウグイに与える相対的な影響評価として，経験的知見や事例（川那部 1969，川合ら 1980，水野・御勢 1993）を参考にして仮設データを作成し，層別ランダムサンプリングを適用した場合の比率の平均 $\hat{p}_{st}$ と分散 $\hat{V}_{(\hat{p}_{st})}$，環境影響相対指数の平均 $\hat{S}_{st}$ と分散 $\hat{V}_{(\hat{S}_{st})}$ を2・7～12式に基づき計算する。実際に，環境改変の影響評価に利用する場合は，環境改変に対して相異なる反応を示す2魚種を摘出することが肝要である。例えば，一般によく知られている河川魚類の組み合わせとして，ウグイ（アユ・カワムツ）とオイカワ，オイカワとフナ類などがある（川那部 1969，川合ら 1980，水野・御勢 1993）。各々の組み合わせのうち，前者が環境改変に対して耐性のより弱い種，後者が耐性のより強い種に相当する。さらに，環境状況の指標種（日本自然保護協会 1994）なども影響評価の比較対象種として利用することができる。

計算例では，X 種としてオイカワ，Y 種としてウグイを取り上げ，時期1と時期2を堰の建設前と建設後に設定する。現場の魚類調査では堰の建設前後に対応させて，建設場所を中心とする一定の調査区間を設定した。河床型に基づいて調査区間を3つ（平瀬・早瀬・淵）に層別し，努力量（網目や打網回数）が一定の投網によるランダムサンプリングを各々の層別区間で行った。両種ともに生息個体数は堰の建設だけによって減少し，各魚種の個体はすべて等確率で採集されたとする。オイカワの割合を比率として，Table 2–1 に調査結果をとりまとめて示す。

評　価

調査結果では，各層の2魚種の採集個体数が建設前と比較して建設後で減少している（Table 2–1）。早瀬のウグイが最も顕著な変動を示し，建設前には484個体が採集されたのに対し，建設後では建設前の3%に相当する15個体しか採集されなかった。オイカワについても同様に，早瀬での個体数の減少率（13%）が大きかった。

Table 2–1. Number of individuals and individuals ratios of Japanese pale chub and Japanese dace on three riverbed types before and after weir construction

Riverbed	Before (period 1)				After (period 2)			
type	Pale chub	Dace	Total	Ratio[1)]	Pale chub	Dace	Total	Ratio
i ($L=3$)	$x_{1,i}$	$y_{1,i}$	$n_{1,i}$	$\hat{p}_{1,i}$	$x_{2,i}$	$y_{2,i}$	$n_{2,i}$	$\hat{p}_{2,i}$
Flat-riffle	200	153	353	0.567	77	25	102	0.755
Riffle	70	484	554	0.126	9	15	24	0.375
Pool	70	223	293	0.239	27	11	38	0.711

[1)] Ratio ($\hat{p}_{1,i}$) = pale chub ($x_{1,i}$) / total ($n_{1,i}$).

建設前後の比率を比較すると，すべての層で建設後の方が大きい（Table 2–1）。特に淵では，建設前よりも0.472ほど増加している。オイカワの方がウグイよりも，多く生き残っていることが把握できる。

調査結果（Table 2–1）を利用して，第1節の手順1～4に従い求めた堰の建設前後における比率の平均，$\hat{p}_{1,st}$ と $\hat{p}_{2,st}$ および環境影響相対指数の平均 $\hat{S}_{st}$ を95%信頼区間とともにTable 2–2に示す。Table 2–2には比較のために，データを層別しないで計算した場合（単純ランダムサンプリング）についても提示した。比率と環境影響相対指数の平均は層別の有無により変化しないが，信頼区間は層別した方が平均の精度を向上させる。河床型に基づくデータの層別は，分散を小さくし平均の精度を高めることができる。環境影響相対指数は，オイカワの方がウグイよりも約5.6倍ほど堰の建設という環境改変に耐える力があったことを示している（Table 2–2）。

ブートストラップ法による共分散評価

考え方

環境影響相対指数の分散 $\hat{V}_{(\hat{S}_{st})}$ は真の分散よりも大きめの保守的な分散として定義されている（2. 12式）。共分散 $\widehat{Cov}_{(\hat{p}_{1,st},\hat{p}_{2,st})}$ を算出できないことから，各々の比率の平均間には相関関係が無いまたは正であることを仮定して，共分散を含む項を0と置き換えたことによる。比率の平均の相関関係が仮定を満たすか検討するため，Table 2–1のデータを用いてブートストラップ法によるデータリサンプリングを行い評価した。

ブートストラップ法は近年，水産資源解析学分野でも広く使われるようになった。本手法はデータのリサンプリングによって，推定値の分散やバイアスを推定する方法として利用されている。データを母集団とみなし，そこから新たにデータを作ることにより，推定値の性質を吟味することができる。ブートストラップ法に関する日本語の統計学的教科書として，小西（1988）などがあり，水産資源解析に適用した研究事例としては，Deriso *et al.*（1985）や Smith *et al.*（1993）などが代表的である。平松（1987, 1994 a, b）は本手法のレビューをはじめ，平易な表現による利用手順の解説と問題点などをまとめている。

ブートストラップ法による比率の平均間の相関関係の評価は次のように行った。

①：Table 2–1の建設前における河床型別の比率から，重複を許してランダムに3つの比率を抽出する。

②：第1節の手順3に従って，比率の平均を計算する（$\hat{p}_{1,st}$ が新たに得られる）。

③：建設後の比率についても①と②を同様に行う（$\hat{p}_{2,st}$ が新たに得られる）。

④：①～③を1000回繰り返し，②と③で得られる合計1000組の比率の平均について相関係数を算出する。

評　価

ブートストラップ法による1000組からなる比率の平均（$\hat{p}_{1,st}$ と $\hat{p}_{2,st}$）間の相関関係をFig. 2–3に示す。$\hat{p}_{1,st}$ と $\hat{p}_{2,st}$ が同値となる多数の組み合わせが得られたので，組み合わせ数（データ数）の多少を円の大きさで表示した（Fig. 2–3）。相関係数rは0.016（$P > 0.05$）であり，比率の平均間には相関関係は見い出せない（Fig. 2–3）。環境影響相対指数の分散 $\hat{V}_{(\hat{S}_{st})}$ は，比率の平均間の仮定を満たし，保守的な分散として利用できる。

Table 2–2. Individuals ratios of Japanese pale chub and relative indexes of effects of human activities (mean ± 95% C. I.) for two sampling methods before and after weir construction

Sampling method	Ratio		Relative index of effects of human activities
	Before $\hat{p}_{1,st}$	After $\hat{p}_{2,st}$	$\hat{S}_{st}$
Stratified random	0.283 ± 0.023	0.689 ± 0.068	5.604 ± 1.888
Simple random	0.283 ± 0.025	0.689 ± 0.071	5.604 ± 1.982

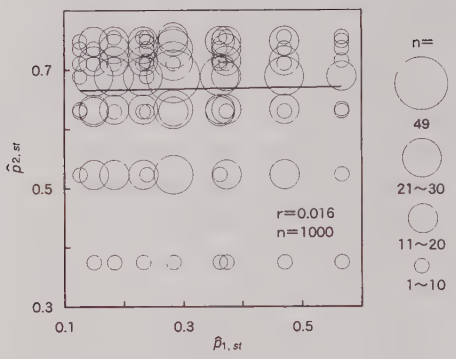


Fig. 2–3. Relationship between means of ratios from Bootstrap method. Circle sizes indicate number of data (n). Regression equation is shown by solid line. r, correlation coefficient.

不等採集確率

考え方

前述の環境影響相対指数の計算例と同様に，不等採集確率についても河川における堰の建設がオイカワとウグイに与える相対的な影響評価として，仮設的データを使用した簡単な例題を取り上げる。ただし，不等採集確率比を推定するには比率以外のパラメータ（移出個体数か生息個体数）が必要となるので，本例題に関してはあくまで理想的なものである。評価までの過程を単純にするため，比率と環境影響相対指数については平均だけを取り扱った。両者の分散に関しては，第1節の計算方法をそのまま利用して導出できる。調査結果に相当する不等採集確率比 λ を推定するための諸々のパラメータを Table 2–3 にとりまとめて示す。

堰の建設前（時期 1）にオイカワ（X 種）とウグイ（Y 種）の比率調査を行った（Table 2–3）。両種の個体数はそれぞれ $x_1 = 108$ と $y_1 = 162$ であり，オイカワの割合を比率にすると，$\hat{p}_1 = 0.400$ が得られた。建設前の調査では，個体はすべて等確率に採集されている。堰の建設直後（時期 2）の調査では，$x_2 = 72$，$y_{2,\lambda} = 18$ であり，$\hat{p}_{2,\lambda} = 0.800$ となった。ここで，ウグイの個体数 $y_{2,\lambda}$ には不等採集確率比 λ が加えられており，建設前と建設直後の調査においてウグイに対する努力量の違いをあらわしている。努力量の違いとは，建設前の調査では目合いの異なる2種類の投網を同時に使用したのに対し，建設直後では大きい目合いの投網が破損し，小さい方しか使用できなかったことに基づく。ウグイはオイカワよりも体長範囲が広いことから（宮地ら 1976，川那部・水野 1989），大きい目合いも併用しないと比率を正確に把握できない。建設直後の比率は過大に評価されている。数週間後（時期 3）に改めて，2種類の投網による追加調査を行った（Table 2–3）。$x_3 = 36$，$y_3 = 12$ であり，$\hat{p}_3 = 0.750$ が得られた。建設前と同様に全個体の採集確率は等しい。

堰の建設中（時期 1～2）と建設後の数週間（時期 2～3）の2魚種の建設現場からの移出（死亡

Table 2–3. Result of sampling for number of individuals of Japanese pale chub and Japanese dace with weir construction

	Before (period 1)	Constructing (period 1～2)	Immediately after (period 2)	During after some weeks (period 2～3)	After some weeks (period 3)
Pale chub (X species)	108 (x_1)	20,000 ($\hat{R}_{x,1}$)	72 (x_2)	70 ($\hat{R}_{x,2}$)	36 (x_3)
Dace (Y species)	162 (y_1)	40,000 ($\hat{R}_{Y,1}$)	18 ($y_{2,\lambda}$)	100 ($\hat{R}_{y,2}$)	12 (y_3)
Total	270	↑ [emigration individuals]	90	↑ [emigration individuals]	48
Ratio[1)]	0.400 ($\hat{p}_1$)		0.800 ($\hat{p}_{2,\lambda}$)		0.750 ($\hat{p}_3$)

[1)] Ratio ($\hat{p}_1$) = pale chub (x_1) / total ($x_1 + y_1$).

も含む）個体数は，$\hat{R}_{X,1} = 20{,}000$ と $\hat{R}_{Y,1} = 40{,}000$，$\hat{R}_{X,2} = 70$ と $\hat{R}_{Y,2} = 100$ と推定された（Table 2–3）。現場付近の上流および下流には河川の一部を横断する人工構造物があり，現場から移出する魚類個体数を自動計測できる魚道が付設されている。魚道にトラップを仕掛けて，建設中および建設後の数週間における魚種別の個体数組成を把握した。オイカワとウグイの移出個体数の推定値（$\hat{R}_{X,1}, \hat{R}_{Y,1}, \hat{R}_{X,2}, \hat{R}_{Y,2}$）として，魚道を通過した全魚種の合計個体数に2魚種の比率をかけて用いた。

評　価

調査結果（Table 2–3）に基づき得られた生物資源学的パラメータの推定値を Table 2–4 に整理して示す。2・20 と 21 式によるオイカワとウグイの堰の建設前の生息個体数は，$\hat{X}_1 = 28{,}637$ と $\hat{Y}_1 = 42{,}956$ と推定された。移出個体数の推定値（Table 2–3）を利用して，建設直後や建設後の数週間後の生息個体数（X_2 と Y_2 や X_3 と Y_3）も芋づる式に推定可能である（Table 2–4）。建設直後の比率における不等採集確率比 λ（2・22 式）は，$\hat{\lambda} = 0.731$ と計算された。目合いの大きい投網を使用できなかったことから，本来（2種類の投網を同時に使用した場合に）採集されるべきウグイの個体数の 73% しか得られていないことをあらわす。ウグイの個体数は，$y_2 = 25$ と補正され，比率は，$\hat{p}_2 = 0.742$ と修正される（Table 2–4）。不等採集確率比を含んだ比率 $\hat{p}_{2,\lambda}$（Table 2–3）は過大評価されていたことを示している。

不等採集確率比 λ を含んだ比率，$\hat{p}_1$ と $\hat{p}_{2,\lambda}$ による堰の建設中の環境影響相対指数（2・16 式）は，$\hat{S}_{1\sim2,\lambda} = 6.000$ となるが，補正した比率，$\hat{p}_1$ と $\hat{p}_2$ を用いると，環境影響相対指数は，$\hat{S}_{1\sim2} = 4.314$ と修正される（Table 2–4）。さらに，補正した比率による建設後の数週間の環境影響相対指数は，$\hat{S}_{2\sim3} = 1.043$ となる。当該期間では，2魚種の建設現場からの移出個体数（Table 2–3）に大きな差が認められないことから，$\hat{S}_{2\sim3}$ も 1 に近い値が得られた。全期間（時期 1～時期 3）の環境影響相対指数は，$\hat{S}_{1\sim3} = 4.500$ となり，概してオイカワはウグイと比べて，堰の建設に対して 4.5 倍の耐性力をもつと解釈できる。

第4節　考　　察

*CIR 法*による影響評価の考え方（第 1 節）では，2 魚種と 2 時期を取り上げて本手法の適用性と簡便性をとりまとめた。現在，*CIR 法*そのものについては，種数や時期数を拡張していく方向性が認められる。具体的には，Otis（1980）による 3 種や Pollock *et al.*（1985）による 3 時期を取り扱った方法，Udevitz and Pollock（1991, 1995）による種数と時期数を一般化した方法がこれまでに考案されている。各方法の有効性を吟味するためにも，複数種，多時期を対象とする解析は価値あるものと考えられる。各々の方法ごとに課されている制約条件を克服して，他の解析結果との総合的比較により，各方法の妥当性を確認できよう。

影響評価の考え方の比較として，水産資源量を推定する場合を参考例に取り上げた。実際，*CIR 法*を適用した水産資源評価の研究事例に

Table 2–4. Parameter estimates for abundance of Japanese pale chub and Japanese dace with weir construction

		Before (period 1)	Constructing (period 1～2)	Immediately after (period 2)	During of after some weeks (period 2～3)	After some weeks (period 3)
Abundance	Pale chub	28,637 ($\hat{X}_1$)		8,637 ($\hat{X}_2$)		8,567 ($\hat{X}_3$)
	Dace	42,956 ($\hat{Y}_1$)		2,956 ($\hat{Y}_2$)		2,856 ($\hat{Y}_3$)
Relative sampling probability of dace to pale chub				0.731 ($\hat{\lambda}$)		
Corrected number of individuals and ratio of dace				25 (y_2) and 0.742 ($\hat{p}_2$)		
Relative index of effrects of human activities	[uncorrected]		6.000 ($\hat{S}_{1\sim2,\lambda}$)		0.750 ($\hat{S}_{2\sim3,\lambda}$)	
	[corrected]		4.314 ($\hat{S}_{1\sim2}$)		1.043 ($\hat{S}_{2\sim3}$)	
	[total periods]	→	4.500 ($\hat{S}_{1\sim3}$)			

は，Dawe *et al.*（1993）による Mary 湾の Snow crab 資源，松宮・小出水（1995）によるアユの放流効果の算定が発表されているに過ぎない。Dawe *et al.*（1993）では，カニかご漁業の網目の大きさに基づいて合法的な大型サイズを *X* 種，非合法的な小型サイズを *Y* 種として，Ricker（1975）や Seber（1982）に紹介されている除去指数法と *CIR* 法を関連づけて解析している。松宮・小出水（1995）では，湖産（放流）アユの方が釣られやすいという（石田 1988），湖産アユと天然アユの友釣りによる釣られ方の差異に着目して，基本的な *CIR* 法の計算手順（第 1 節）による一連の生物資源学的パラメータを導出している。本章では，基本的には比率のみを取り扱ったために，資源量推定法として *CIR* 法を利用していないが，日本の水産資源解析学における解析手法の導入として価値あるものと考えられる。生息個体数や移出個体数を把握できる調査方法や採集用具の開発と改良に力を注ぎ，環境影響相対指数だけではなく，その他のパラメータも推定可能にする必要がある。

層別ランダムサンプリングの導入は比率標本の分布範囲を狭められる点で有効となった。本サンプリング方法は，水産資源解析学の研究分野においても様々な研究事例で利用されている。例えば，魚類の年齢組成の推定に適用した事例として，Jinn *et al.*（1987），Horppila and Poltonen（1992），Castro and Lawing（1995）などがあり，田中（1953）と Tanaka（1953 a, b）も年齢組成から推定された生残率の精度の計算に利用している。層別ランダムサンプリングで重要なことは，層別基準として何を用い，どのように設定するのかを計画することである。第 3 節の堰の建設評価では，河床型を層別基準として採用したが，実際現場を観察すると基準の枠組みに対応しない場所も多く存在する。できる限り明確に層別可能な質的あるいは数量的基準を採択し，両者ともに層別数や間隔を検討することが肝要である。

環境影響相対指数の運用法の一案として，指数の長期間時系列を利用した環境変化のモニタリングを考えることができる。環境影響相対指数の時系列変動を把握して，人為的環境改変だけではなく，自然的な環境変化が与える影響も見積もることが可能である。両者が魚類に及ぼす影響の強さ，回復するまでの所要期間など，様々な情報を時系列から入手できる。さらに，環境影響相対指数の時系列は多数の比率で構成されていることから，第 1 節では得られなかった共分散も算出できる。種数の拡張も可能であり，人為的・自然的環境変化に耐性の強い指標的魚種を基準として，環境の時間的変化に関連する魚種別の相対的な影響評価も行えよう。環境影響相対指数は簡便な指数として利用できる。

環境影響相対指数の構成要素の比率は，一般に 2 項分布に従う。2 項分布を利用した比率の精度やサンプリング方法は，北田（1991）で詳細かつ理論的に検討され，その他にも *CIR* 法に関連するものでは Paulik and Robson（1969），栽培漁業の有標識率（*CIR* 法の比率に相当する）では清水（1983）と北田（1986）などで取り組まれている。実際は，現場データの性質によって 2 項分布が適合しない場合がある。その対処策としては近年，ばらつきを補正するための *Over-dispersion* パラメータを確率分布に導入し，分布そのものを改善する方法が提案されている（Bayley 1993，北田・岸野 1993，Kitada *et al.* 1994）。これまでの水産資源解析学における主要な研究事例では，北田・岸野（1993）と Kitada *et al.*（1994）による栽培漁業における標識再捕から推定される死亡率について，本パラメータを導入して評価したものが発表されている。本章では *Over-dispersion* パラメータは扱わなかったが，今後取り組むべき課題として挙げられる。

不等採集確率の克服（第 2 節）では，環境影響相対指数に影響を及ぼす確率比の理論的推定法を導出した。本推定法に関しては，移出個体数あるいは生息個体数を知る必要があり，比率だけしか利用できない影響評価の場合は，現在のところ直接的推定法に頼らざるを得ない。手間がかかり複雑ではあるが，直接的推定法も発展させなくてはならない。さらに，理論的に推定するためにも，調査方法や採集用具の開発と改良は強く望まれる。

不等採集確率が環境影響相対指数に影響を及

ぼすのは，魚種間と時期間に不等採集確率が存在する場合である。本確率比 λ は，1 魚種の 1 時期の個体数にかけ合わせた形式であらわされる（例えば，2・15 式）。第 3 節の例題では，ウグイの堰の建設直後に存在しているが（2・18 式），λ をオイカワや堰の建設前・建設後の数週間後に移動させても同様にして計算できる。あらゆる状況においても λ を推定することができ，環境影響相対指数に修正を加えることができる。さらに，1 魚種の 1 時期の λ は水産資源量推定の場合にも利用することができる。例えば，毎年ある 2 魚種の漁期前の資源量を *CIR 法* により推定していたとする。比率を調査する漁期前（時期 1）と漁期後（時期 3）には不等採集確率は存在していない。試験的に漁期中（時期 2）の比率を調査し λ を計算したとする。もし，$\lambda \fallingdotseq 1$ であれば，今後は時期 2 の漁期中の比率を利用して，該当年の漁期前資源量を推定することができる。漁期後半（時期 2～3）にかけての漁獲量調整や資源管理へとつなげることが可能である。理論と実際が適合するか，具体的なデータによる解析例が期待される。

不等採集確率に関する堰の建設評価（第 3 節）では，現場からの移出個体数の推定にあくまで理想的状況として人工構造物の付設魚道を利用した。概ね堰の建設や河川改修などでは，水をせき止めるための河川横断構造物が一時的に構築される。本構造物を巧みに利用し，施工期間における魚類の移動状況をモニタリングすることが可能である。ただし，魚道を通じてモニターできるか否かは現場によって様々である。魚道がなかったり，もし付設されている場合でも，通過個体数の推定やその精度についての研究事例は現在のところ見受けられない。魚道に関する研究事例でもトラップ調査による通過魚種の確認は行われているが（金沢 1995，中村 1995），通過個体数の定量的評価には至っていない。魚道の通過個体数の定量評価も今後の大きな課題である。

第Ⅲ章　Index of Biotic Integrity による群集評価

人為的環境改変は多種の魚類資源に影響を及ぼし，その影響は魚類資源の群集組成にも変化をもたらす。第Ⅱ章では，*CIR 法*に基礎をおく環境影響相対指数を計算し，2 魚種の環境改変に対する相対的な影響（耐性）評価について検討したが，*CIR 法*では評価対象として魚種を選定することからも群集評価はできない。従って，環境改変に関連する群集の影響評価手法も検討する必要があり，漁場だけではなく，釣りや景観などの場としても大きな役割を担っている河川において，群集評価手法は強く望まれている。魚類群集の評価は今後の魚類資源管理において，群集特性を利用した生態系管理に結び付けることができ，本章では群集構造の変化を総合的に数量評価する *Index of Biotic Integrity*（*IBI*）について検討する。

IBI は Karr（1981）と Karr and Dudely（1981）によって提唱され，人為的環境改変により変化した魚類群集の構造特性（種数や個体数の減少，優占種の変化，奇形魚の出現など）を，人間の手が加わっていない自然的状態の群集と比較する総合的かつ定量的な数量評価指数である。*IBI* は‘人間活動が魚類群集に与える影響評価指数’として定義され（Karr 1981），群集の保全性，生態系や生息環境の評価指数としても応用できる。

IBI は計算方法が簡単であり，地域的拡張も容易なことから，現在アメリカ全域の河川環境の評価指数として実際に適用されている。*IBI* を発展させた主な研究事例としては，Fausch *et al.*（1984）による河川サイズ（流程など）に基づく生息可能種数の推定法，Leonard and Orth（1986）による文化的汚染指数（*Cultural Pollution Index*）や水質指数（*Water Quality Index*）との比較，群集生態学で利用されているの多様度指数との比較（Karr *et al.* 1987，Angermeire and Schlosser 1987，Hughes and Gammon 1987）などがある。さらに，採集方法の違いや稚魚の加入が *IBI* に及ぼす影響などについても，検討事例がいくつかあり（Angermeire and Karr 1986，Karr *et al.*

1987)，Steedman (1988) はカナダの河川への適用に向けて従来のアメリカの *IBI* を修正し，河川周辺の土地利用との関係により *IBI* の妥当性を吟味した。*IBI* の研究は Fore *et al.* (1994)，Minns *et al.* (1994)，Lynos *et al.* (1996)，Paller *et al.* (1996) などでも取り扱われ，近年においても発展し続けている。

日本では，*IBI* のように魚類群集を総合的に数量評価する手法は確立されていない。群集の種組成などを生物学的・生態学的に把握して，環境状況 (特に，水質汚濁など) を定性的に評価する研究事例がいくつかある (吉田陽 1983，東京都環境保全局水質保全部 1985，横浜市公害研究所 1987，1989，横浜市公害対策局 1989，横浜市公害研究所 1990，横浜市環境保全局 1992，日本自然保護協会 1994)。上記はいわゆる指標生物を利用した環境評価手法であるが，これらの研究に関しても魚類の導入は未だ実用的段階には至っていない。通常，水域の指標生物には，細菌，原生動物，動植物プランクトン，底生生物，海藻などを利用する場合がほとんどである (津田 1964，森下 1977，日本水産学会 1982，吉田陽 1983，横浜市公害研究所 1989，日本自然保護協会 1994)。人為的環境改変の生物指標的役割も含めて，日本の魚類群集に関する影響評価手法が発展しなかった理由には，地理的な魚類相の差異，魚類の分布回遊の多様性，地形的形態の複雑さ，正確なサンプリングが困難なことなどがある (東京都環境保全局水質保全部 1987)。

本章では，河川だけにとどまらず沿岸にも適用可能な日本の魚類群集を数量的に評価する手法の開発と確立を目標とした。*IBI* の考え方を評価手法として利用し，人為的環境改変に関連するこれまでの群集評価手法との関連性を検討した (第 1 節)。従来のアメリカやカナダの *IBI* に鑑みながら，日本の河川魚類の群集特性にふさわしい *IBI* を構築し，河川魚類群集に及ぼす影響評価を行った (第 2 節)。具体的な適用例として，関東地方における 7 つの一級河川の下流～中流域を対象に，各河川の *IBI* を算出して比較した。さらに，*IBI* と河川流域内の土地利用との関係について若干の統計学的検討を加え，第 3 節では本章の考察を行った。

Table 3–1. Assesment methods of effects of human activities on biotic community and its relation to *IBI*, *Index of Biotic Integrity* (modified from Yoshida 1983)

Method	Content	Relation to *IBI*
Index species	Assessment of occurrence species on specific human activities	○
Dominant species	Assessment of dominant species on specific human activities	○
Number of occurrence species	Assessment of number of occurrence species	○
Number of total individuals	Assessment of number of total individuals regardless of species	○
Individuals composition (ratio)	Assessment of individuals composition (ratios) for taxonomy, tolerant and intolerant species, etc.	○
Biotic index	Assessment of divide number of total individuals by number of species	×
Biotic index	Assessment of relationship between (A+2B) number of tolerant species (A) and intolerant species (B)	○
Pollution index	Assessment of calculated indexes from occurrence frequencies of index species and condition indexes of human activities	×
Diversity index	Assessment of community diversity indexes such as Margalef's *d*, Shannon's *H'*, Patten's *H'N*, etc.	○
Living index	Assessment of calculated living indexes from environmental indexes, etc.	×
Bioassay	Assessment of activations of specific organism for oviparous ability, growth capacity, metabolic ability, etc.	×

○, presence; ×, absence.

第1節　環境改変と群集評価手法

水産学や水質学，生物学や生態学などの数多くの研究分野で利用されている，人為的環境改変に関連する様々な生物群集の評価手法を吉田陽(1983)の生物指標法に準拠してTable 3–1に示す。吉田陽(1983)では，生物指標法の種類と内容，さらに各手法の関連文献が同時に掲載されている。生物指標法では，結果に基づき定性的な環境状況を判定できることが特徴である。Table 3–1の手法は，主として魚類以外の生物群集に適用されている場合が多い。

各々の手法の特徴を吉田陽(1983)に基づき略述すると，Table 3–1の指標生物法では，ある特定の人為的環境改変が施工された場合に出現する生物種を評価する。優占種法に関しても，ある特定の環境改変に優占的に生息する種を対象とする。出現種数法では，人為的環境改変が顕著になると種数が減少するという仮定に基づき評価する。総個体数法では，生物の種や大きさを区別しないことが評価の特徴である。編組比率は底生生物の評価に利用されている。2種類のBiotic indexも底生生物の評価に利用され，計算手順によってそれぞれ評価基準が異なる。Pollution indexでは指標種と評価基準を明確に定義して評価する必要がある。

多様度指数は群集生態学で応用され，Table 3–1に取り上げているもの以外にも，森下のβ指数，SimpsonのD指数，McIntoshの指数など数多くの指数が発表されている(南雲 1974，木元 1976，松宮 1980，木元・武田 1989，小林 1995)。水質汚濁や害虫駆除による底生動物や昆虫に及ぼす影響評価に利用した研究事例も認められる(木元 1976)。群集組成が多様なことは群集にとっての環境が好適なことを示しており，一般に多様度指数の数値が高いほど，生息環境が良好であることを意味する。生活指数は5種類の環境要因を利用して，プランクトンの生活指数を評価する方法である。生物分析法は生物の活性(卵発生能・増殖能・代謝活性など)を評価する。Table 3–1の手法は，群集の構造特性の一部を評価するものであり，評価の目的に合わせて手法を使い分ける必要がある。

*IBI*とこれまでの評価手法との関連もTable 3–1に示した。*IBI*による評価はこれまでの手法内容をとりまとめ，総合的な評価手法として位置づけることができる。*IBI*の具体的内容は第2節で詳説するが，特に多様度指数などの数値だけでは魚類群集特性の一部しか把握できないことから，出現種数や総個体数に加えて，人為的環境改変の指標種や優占種，食性ごとの個体数組成など，生物学的・生態学的特徴を考慮した指数が*IBI*である。

第2節　関東地方の河川魚類の評価

資　　料

魚　類

リバーフロント整備センター(1993)出版の『河川水辺の国勢調査年鑑(1990・91年度)魚介類調査編』を魚類データとして使用した。河川水辺の国勢調査は建設省河川局が主体となり，日本全国の一級・二級河川を対象として，生物の生息・生育実態の把握を目的に実施されている(建設省河川局治水課 1993)。本調査は1990年から行われ，以降5カ年に1回以上の継続的調査が実施される予定である。生物を対象とする調査としては，魚介類の他に底生動物，植物，鳥類，両生類，爬虫類，哺乳類，陸上昆虫類などが調査されている。

国勢調査の対象河川の中から，解析対象として関東地方建設局が管理する7つの一級河川を取り上げた(Fig. 3–1)。各々の河川は北から南にかけて，順に久慈川，那珂川，江戸川，中川，多摩川，鶴見川，富士川が位置する。本章では*IBI*を適用するにあたり，対象河川の魚類相，河川形態，地理的条件(河床の標高など)ができるだけ類似するように，河川間で共通する特定の評価区間を設定した。各河川を同じ視点で比較し評価できるように，河口から40 km上流までの区間(下流～中流域に相当する)を評価対象とした(Fig. 3–1の太線)。

対象河川の魚類調査は主として本流(一部の

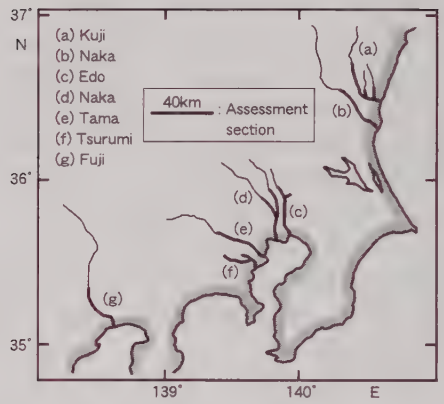


Fig. 3–1. Location of the seven streams in Kanto district.

河川では支流や運河も含む）で行われ，1990年7～12月にかけて合計2回実施された。調査定点に関しては，既存の文献や聞き取りによる事前調査を行い，評価区間の魚類相を最もよく反映することが可能な2～10カ所の定点が設定された。採集には投網が全河川の共通用具として使用され，一部の河川ではタモ網なども利用されている。各河川の採集努力量に差はあるが，採集魚種数と調査定点数間には相関関係は認められないことから（$r = 0.459$，$p > 0.05$），調査定点数や採集努力量の多少はデータに大きな影響を及ぼしていないことを仮定した。調査方法に関する詳細事項は本調査のマニュアル（建設省河川局治水課 1993）に解説されている。

評価区間で採集された河川魚類の種数と個体数，個体数の最も多かった種（優占種）名を河川別に Table 3–2 に示す。*IBI* では魚類の生物学的・生態学的特徴を利用した評価を行うことから，原則として種名と学名を本文中や Tables 中に併記した。河川魚類は合計31種，1990個体が採集された（Table 3–2）。種数が最大であったのは江戸川であり（16種），最小であったのは那珂川と富士川であった（9種）。個体数は久慈川で最も多く（502個体），富士川が種数と同様に最も少なかった（136個体）。優占種はアユ *Plecoglossus altivelis* が3つの河川（久慈川，那珂川，富士川）で共通した。なお，沿岸域に近い下流の調査定点では，海産魚類も採集されたが，海産魚類はその場に定住することが少ないためデータから削除した。海産魚類の種数に関しては，鶴見川が河川魚類の種数を3種上回る他は，河川魚類の方が3種（那珂川）～13種（中川）多かった。個体数は全河川において河川魚類の1%（富士川）～70%（鶴見川）を占めた。

土地利用

国土地理院発行の20万分の1地勢図と5万分の1地形図を利用して，対象河川の土地利用状況を把握した。本資料は下記の各河川の *IBI* と人為的環境改変との関係の評価に使用する。20万分の1地勢図からは，評価区間を中心とする河川流域に占める緑地（森林，畑，水田など）と

Table 3–2. Result of fish sampling on the seven streams in Kanto district form July to December in 1990 (data from Technology Research Center for Riverfront 1993)

Stream	Number of species	Number of individuals	Dominant species (individuals percentage; %)
Kuji	11	502	Ayu, *Plecoglossus altivelis* (48.0)
Naka[1)]	9	216	Ayu (33.3)
Edo	16	309	Stone moroko, *Pseudorasbora parva* (18.1)
Naka[2)]	15	318	Crusian carp, *Carassius cuvieri* (56.6)
Tama	13	167	Stone moroko (42.5)
Tsurumi	14	342	*Carassius* spp. (46.5)
Fuji	9	136	Ayu (44.9)
Total	31	1990	

[1)] Naka locates in Ibaragi and Tochigi Prefectures (b in Fig. 3-1).

[2)] Naka locates in Tokyo and Saitama Prefectures (d in Fig. 3-1).

都市（工場や住宅の建物密集地など）の面積を，5万分の1地形図からは，同区間の河畔（河川の堤防ないし丘陵から100 m以内の堤内地）における農耕作物地（畑，田，果樹，樹林など）と建物密集地の面積を読み取り数値化した。ここでの河川流域は，評価区間の最上流点から流域境界までの距離が，右岸側と左岸側（河口に向かって右側と左側）で最短となるような直線と流域境界によって囲まれた部分に対応する。

河川概要

リバーフロント整備センター（1993）に基づいて，対象河川（Fig. 3–1）の概要を河川別に下記に示す。7つの河川は関東地方の主要な一級河川であり，すべて太平洋側に河口をもつ。河川水および河川流域の利用状況は，それぞれ河川ごとに大きく異なり，特に下流～中流域においてその差は著しい。

久慈川：福島県，茨城県，栃木県の県境にある八溝山（標高1022 m）に水源をもつ。河川流路延長（水源から河口までの距離）は124 km，河川流域の面積は1490 km^{2}である。河川水は農業用水として利用され，河川流域内に大きな都市あるいは汚染源となる工場も少なく，水質は良好である。

那珂川：栃木県の那須岳（標高1917 m）に水源をもつ。流路延長は150 km，流域面積は3270 km^{2}である。河川水は潅漑用水，上水道に利用されている。水質は上流域と中流域で良好だが，下流域では汚染による悪化が若干認められる。

江戸川：茨城県内の利根川より分派する。流路延長は55 km，流域面積は200 km^{2}である。上流域（利根川との分派点付近）の水質は良好であるが，下流域は悪化している。下流域の背後地は住宅が密集している所が多く，都市の景観を呈している。

中川：埼玉県に端を発する。流路延長は83 km，流域面積は987 km^{2}であり，中川の第1次支川である綾瀬川の流路延長は47 km，流域面積は174 km^{2}である。両河川ともに水質が悪化し，改善が望まれている。特に，綾瀬川は流域内の住宅密集地および工場の排水路的な役割を担っているため水質の汚濁が著しい。上流域の背後地には広大な農耕作物地を有しているが，下流域は都市の景観を示している。

多摩川：山梨県の笠取山（標高1941 m）に水源をもつ。流路延長は138 km，流域面積は1240 km^{2}であり，河川水は都市用水に利用されている。水質は良好な場所もみられるが，悪化が顕著な場所も多数ある。

鶴見川：東京都に水源をもつ。流路延長は42.5 km，流域面積は235 km^{2}である。河川水は農業用水，工業用水に若干利用されている。水質は汚染が著しく，非常に悪化している。

富士川：山梨県・長野県の県境にある鋸山（標高2685 m）に水源をもつ。流路延長は128 km，流域面積は3990 km^{2}であり，河川水は農業用水に利用されている。水質は比較的良好である。

算出法

従来の *IBI*

Karr（1981）が提唱した従来のアメリカの*IBI*の項目をTable 3–3に示す。本指数は魚類群集の様々な構造特性を評価する12項目で構成され，各々の項目は種の豊富さ，量的多さ，種や個体数の組成（人為的環境改変に関連する指標性），魚の健全性などの意味をもつ。*IBI*の計算は簡単であり，魚類データから各項目に対応する実測値を求め，その実測値が従来の魚類群集に近いものから順に5・3・1の評点を与える。*IBI*は評点（5・3・1）付けした全項目の総和に相当し，評点の基準は一般的傾向や過去の知見，経験などを参考に設定されている（Karr 1981）。

*IBI*では得点に応じて魚類群集の定性的評価を得ることができる。Table 3–4に示しているように，評価には6段階の規準が設定されており，高得点から順に*Excellent*，*Good*，*Fair*，*Poor*，*Very Poor*，*No Fish*が対応する。*Excellent*～*Good*や*Good*～*Fair*（Table 3–4の*E*～*G*や*G*～*F*）などの中間的な規準も評価として存在する。*IBI*の得点が高いほど，魚類群集は人間活動（環境改変）による影響が少なく，自然的状態の群集に近い

Table 3–3. Metrics of classic *IBI* (modified from Karr 1981)

Category	Metric
Species composition and richness	・Number of species
	・Presence of intolerant species
	・Species richness and composition of darters
	・Species richness and composition of suckers
	・Species richness and composition of sunfish (except green sunfish)
	・Proportion of green sunfish
	・Proportion of hybrid individuals
Ecological factors	・Number of individuals in sample
	・Proportion of omnivores (individuals)
	・Proportion of insectivorous cyprinids
	・Proportion of top carnivores
	・Proportion with disease, tumors, fin damage and other anomalies

Table 3–4. Assessment class and attributes of classic *IBI* (modified from Karr 1981)

Class	*IBI*	Attributes
Exceelent (*E*)	60～57	Comparable to the best situations without influence of man; all regionally expected species for the habitat and stream size, including the most intolerant forms, are present with full array of age and sex classes; balanced trophic structure.
E～*G*	56～53	
Good (*G*)	52～48	Species richness somewhat below expectation, especially due to loss of most intolerant forms; some species with less than optimal abundances or size distribution; trophic structure shows some signs of stress.
G～*F*	47～45	
Fair (*F*)	44～39	Signs of additional deterioration include fewer intolerant forms, more skewed trophic structure (*e.g.*, increasing frequency of omnivores); older age classes of top predators may be rare.
F～*P*	38～36	
Poor (*P*)	35～28	Dominated by omnivores, pollution-tolerant forms, and habitat generalists; few top carnivores; growth rates and condition factors commonly depressed; hybrids and diseased fish often present.
P～*VP*	27～24	
Very Poor (*VP*)	23～ 1	Few fish present, mostly introduced or very tolerant forms; hybrids common; disease, parasites, fin damage, and other anomalies regular.
No Fish	0	Repetitive sampling fails to turn up and fish.

（群集が保全されている）ことを意味する。魚類をはじめとする生物生態系の機能が正常に働き，生息環境として優れていることをあらわす（Karr 1981）。Table 3–4 には Karr（1981）に詳述されている各規準の概念についても掲載した。

項目の設定

本章では，*IBI* の構成要素として 6 つの概念をもつ 10 項目を設定した（Table 3–5）。各々の概念と項目は，アメリカの *IBI* を修正しカナダの河川に適用した Steedman（1988）のものに準拠した。Steedman（1988）では項目の削除や追加，項目で規定されている魚種の変更や置き換えなどの操作がみられ，*IBI* を地域的に拡張するには大いに参考となる研究事例である。さらに，項目の内容に関しては，魚類の採集方法や結果（建設省河川局治水課 1993，リバーフロント整備セ

Table 3–5. *IBI* configuration adopted for this study (*IBI* = sum of scores of metrics)

Category	Metric	Score and scoring criteria		
		5 (best)	3	1 (worth)
A. Species richness	① Number of native species ② Number of surface species of cyprinid ③ Number of sub- and benthic species of cyprinid	2/3*range[1] or higher	1/3*range to 2/3*range	Less than 1/3*range
B. Indicator species	④ Presence or absence of intolerant species	Presence	–	Absence
	⑤ Individuals percentage (%) of tolerant species	Less than 1/3*range	1/3*range to 2/3*range	2/3*range or higher
C. Immigrant species	⑥ Individuals percentage (%) of immigrant species			
D. Fish condition	⑦ Number of death accidents of fish from 1987 to 1990			
E. Trophic composition	⑧ Individuals percentage (%) of cyprinoid insectivores of cyprinid ⑨ Occurrence site percentage (%) of herbivores as ayu	2/3*range or higher	1/3*range to 2/3*range	Less than 1/3*range
F. Fish abundance	⑩ Catch per one shot by cast net (*i.e.* CPUE)			

[1] Range = maximum – minimum of data in metric.

ンター 1993)，魚類の生物学的・生態学的特徴(宮地ら 1976，川合ら 1980，川那部・水野 1989，水野・御勢 1993) を考慮して，日本の河川魚類群集にふさわしい内容を規定した。具体的内容を以下に解説する。

概念 A：種の豊富さをあらわす 3 つの項目によって構成される。種の多さは河川空間の多様性をあらわし，様々な魚類が生息できることを意味する。

項目①の在来魚種数：関東地方の河川において古来から生息が確認されている魚類が対象となる。

項目②の遊泳魚種数：遊泳生活型 (主として河川の表層～中層部に生息する) の魚類が対応し，日本の淡水魚類の中で最も種数が多い，コイ科 Cyprinidae のハエジャコ亜科 Danioniae とウグイ亜科 Leuciscinae に属する種を用いた。

項目③の底生 (半底生) 魚種数：底生・半底生生活型 (主として河川の中層～底層部に生息する) の魚類が当てはまり，遊泳種 (項目②) と同様に，コイ科のヒガイ亜科 Sarcocheilichthyinae とカマツカ亜科 Gobioninae に属する種を対応させた。

概念 B：人為的環境改変に特異的反応を示す指標的種 (東京都環境保全局水質保全部 1985，横浜市公害研究所 1989，朝比奈ら 1992，水系環境を考える会 1992，細谷・前畑 1994，板井 1994，日本自然保護協会 1994) が対応する。

項目④の弱耐性種の有無：環境改変に極めて弱く，日本版レッドデータブックに記載されている魚類 (環境庁 1991，朝比奈ら 1992) およびホトケドジョウ *Lefua costata echigonia*，スナヤツメ *Lampetra reissneri*，ギバチ *Pseudobagrus aurantiacus*，アカザ *Liobagrus reini* などの希少種としての保護が必要とされている種 (川那部・水野 1989，細谷・前畑 1994，板井 1994) を対応させた。

項目⑤の強耐性種の個体数組成 (%)：一般に水質汚濁 (特に有機汚濁) の著しい水域で，優占的に生息する魚類を取り上げた (東京都環境保全局水質保全部 1985，横浜市公害研究所 1989，水系環境を考える会 1992，日本自然保護協会 1994)。モツゴ *Pseudorasbora parva*，フナ類 *Carassius* spp.，ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus*，カダヤシ *Gambusia affinis* を用いた。

概念 C：移入種に関する概念である。外国も含めて関東地方以外から，人為的に移入され生息している魚類は，繁殖力や環境変化に対する適応力が極めて強く，在来魚類の存続を脅かすことが知られている (川合ら 1980)。本カテゴリーは在来魚類の種の保全性 (置き換わり) にも関連する。

項目⑥の移入種の個体数組成 (%)：外国産魚種をはじめとし，日本産では琵琶湖と淀川水系などから移入した魚類 (中村 1955) を用いた。

概念D：魚類の健全性をあらわす。従来の*IBI*では病魚，奇形魚，鰭破損魚などの個体数組成が用いられている。

項目⑦の1987～90年（4年間）の魚類斃死事故の発生件数：使用資料には魚類の健全性に関する情報が記載されていないため，魚類斃死事故の発生件数で代用した。魚類が斃死するような生息環境は，魚に直接的な悪影響を及ぼし，魚体に異常をもつ個体の存在を示唆している。

概念E：魚類を指標として餌の状態や基礎生産性を評価する2つの項目を設定した。

項目⑧の昆虫食性種の個体数組成（%）：コイ科のタモロコ *Gnatho-pogon elongatus*，ヒガイ *Sarcocheili-chthys variegatus*，カマツカ *Pseudogobio esocinus*，ニゴイ *Hemibarbus labeo barbus* を取り上げ，同科の出現魚類に占める個体数組成（%）を求めた。

項目⑨の植物（藻類）食性種の出現率（%）：アユを代表させて調査定点の出現率（%）を計算して用いた。アユに関しては放流による影響が大きいが，対象河川の中で放流が実施されている河川（例えば，久慈川や那珂川など）では，天然遡上が多いことでも知られている。本章では，アユの放流による影響は少ないものと仮定した。

概念F：魚類生産性をあらわす項目である。

項目⑩の1投網当たりの採集個体数：*CPUE*（*Catch Per Unit of Effort*：単位努力あたり採集個体数）に対応する。

評点基準

従来の*IBI*では，魚類データから得られる各項目の実測値に対して，一般的傾向や過去の知見，経験などに基づいて5・3・1の評点基準が設定されている。本章では，比較河川の中での相対評価を行うに当たり，解析対象の魚類データと定量的に比較可能な古典的知見や過去の調査データを得ることができないため，次のような仮定に基づき，解析データを利用した評点基準を設定した（Table 3–5）。

各々の項目の実測値は，現在までの様々な環境改変が魚類群集に与えてきた影響の大きさを直接的に反映している。各河川の評価区間は人為的環境改変がなければ，すべて同程度の魚類群集を生息させることが可能である。評点は，対象河川の実測値の最大と最小の範囲を3等分して，環境改変による影響が小さく，自然的状態の群集に近い方（Table 3–5 の best）から順に5・3・1を与えた。項目①～③と⑧～⑩は実測値が大きいほど，項目⑤～⑦は実測値が小さいほど，人為的環境改変による影響が小さい（評点が大きい）ことを意味する。項目④に関してのみ，従来の*IBI*と同様に，採集の有無について5・1を与えた（Table 3–5）。すべての項目の評点が5点となるような群集は，実際に人間の手が加わっていない自然的状態の群集とは言い切れないが，対象河川の中では環境改変による影響が最も小さく，現在の状況では自然的状態の群集に最も近いものとして評価される。

評　　価

河川別項目別の実測値として，評価区間における2回の調査結果を1つに総合してTable 3–6に整理した。各項目の実測値は河川によって様々である。唯一，項目④の弱耐性種がすべての河川において採集されなかった。さらに，各項目の実測値の順位化を行い（Table 3–6 のカッコ内），Kendall の順位相関係数 τ を計算して項目間の類似性を評価した。順位相関係数 τ による項目間の相関行列を Table 3–7 に示す。順位相関行列に基づくと，項目間にはほとんど相関関係は認められなかった（Table 3–7）。項目⑤の強耐性種の個体数組成と項目⑥の移入種の個体数組成間に正の相関関係（$r = 0.714$，$P < 0.05$）が存在するだけである。項目④の弱耐性種については，実測値が変動しないため相関係数が得られなかった。各項目は類似せず，河川ごとに群集特性が異なることを示している。

上記の手順に従い求めた河川別の*IBI*を Table 3–8 に示す。全10項目の評点の総和（50点満点）を*IBI*とし，*IBI*の評価に対する得点の振り分けについては Karr（1981）の方法（Table 3–4）に準拠した。各項目の評点は，項目④の弱耐性種の有無と項目⑥の移入種の個体数組成を除いて，すべて5・3・1の評点が与えられた（Table 3–8）。例えば，項目①の在来魚種数では，実測値が最大となったのは多摩川（11種）であり，最

Table 3–6. Data (ranks) of metrics on the seven streams in Kanto district

Metric	Stream						
	Kuji	Naka[1)]	Edo	Naka[2)]	Tama	Tsurumi	Fuji
① native	10 (6)	6 (3)	10 (6)	8 (4)	11 (7)	10 (6)	9 (5)
② surface	2 (6)	2 (6)	2 (6)	2 (6)	3 (7)	0 (5)	3 (7)
③ benthic	6 (6)	3 (3)	8 (7)	5 (5)	4 (4)	3 (3)	3 (3)
④ intolerant	Absence (7)	Absence (7)	Absence (7)	Absence (7)	Absence (7)	Absence (7)	Absence(7)
⑤ tolerant	23.3% (5)	13.9% (6)	39.9% (4)	82.1% (1)	50.9% (3)	79.6% (2)	2.2%(7)
⑥ immigrant	2.8% (4)	0.7% (6)	15.8% (5)	76.1% (1)	1.8% (3)	8.6% (2)	0.0%(7)
⑦ accidents	0 (7)	0 (7)	0 (7)	4 (5)	2 (6)	6 (4)	0 (7)
⑧ insectivores	15.5% (5)	22.7% (6)	10.3% (4)	6.0% (3)	23.6% (7)	0.4% (2)	15.5% (5)
⑨ herbivores	90.0% (7)	60.0% (6)	0.0% (2)	0.0% (2)	17.0% (3)	20.0% (4)	50.0% (5)
⑩ CPUE	2.68 (7)	2.23 (5)	0.96 (1)	2.33 (6)	1.33 (2)	1.88 (3)	2.02 (4)

[1)] Naka locates in Ibaragi and Tochigi prefecture (b in Fig. 3–1).

[2)] Naka locates in Tokyo and Saitama prefecture (d in Fig. 3–1).

See Table 3–5 for details of metrics.

Table 3–7. Kendall's rank correlation coefficient τ matrix between metrics calculated from ranked prescores

	② surface	③ benthic	④ intolerant	⑤ tolerant	⑥ immigrant	⑦ accidents	⑧ insectivores	⑨ herbivores	⑩ CPUE
① native	0.095	0.238	––	–0.190	0.000	–0.143	0.048	–0.143	–0.381
② surface		–0.048	––	0.286	0.381	0.238	0.524	0.000	–0.095
③ benthic			––	–0.190	–0.476	0.143	–0.048	–0.333	0.000
④ intolerant				––	––	––	––	––	––
⑤ tolerant					0.714*	0.619	–0.381	0.381	–0.048
⑥ immigrant						0.333	0.476	0.476	0.048
⑦ accidents							0.333	0.286	0.048
⑧ insectivores								0.238	0.000
⑨ herbivores									0.571

*, significant at 5% level; ––, no data.

小となったのは那珂川（6種）であった。Table 3–5に従い評点を与えた結果，種数の多い順に5点が多摩川，久慈川，江戸川，鶴見川，3点が富士川と中川，1点が那珂川となった。項目⑨のアユを代表させた植物食性種の出現率では，5点が久慈川と那珂川，3点が富士川，1点がその他の4河川となった。項目④の弱耐性種の有無では，全河川同一の評点1が付与された。

各河川の *IBI* と得られた評価に関しては，久慈川の *IBI* が最大となり（*IBI* = 40）その評価は *Good*，次に那珂川と富士川で *IBI* が36と34となり *Fair*，江戸川と多摩川は *IBI* が32と30で *Fair*～*Poor* となった。*IBI* が最小となったのは中川と鶴見川であり（*IBI* = 20），対応する評価は *Poor*～*Very Poor* となった（Table 3–8）。*IBI* の評価は地方にある河川（久慈川，那珂川，富士川）で高く（*Good* から *Fair* 間），都市にある河川（江戸川，多摩川，鶴見川，中川）で低い（*Fair*～*Poor* 以下）。都市にある河川では全般的に項目⑤の強耐性種の個体数組成が高く，項目⑨の植物食性種の出現率が低いため（Table 3–8），両項目の評点が1になる傾向の強いことが，*IBI* の評価を下げた理由の一つである。

環境改変との関連性

IBI は人為的環境改変に関連する様々な影響を反映している。*IBI* と具体的な環境改変との関連性を模索するため，各河川の流域内や河畔の土地利用状況について若干の統計学的検討を行っ

Table 3–8. Scoring metrics (data) and *IBI* with class on the seven streams in Kanto district

Metric	Stream						
	Kuji	Naka[1)]	Edo	Naka[2)]	Tama	Tsurumi	Fuji
① native	5 (10)	1 (6)	5 (10)	3 (8)	5 (11)	5 (10)	3 (9)
② surface	3 (2)	3 (2)	3 (2)	3 (2)	5 (3)	1 (0)	5 (3)
③ benthic	3 (6)	1 (3)	5 (8)	3 (5)	1 (4)	1 (3)	1 (3)
④ intolerant	1 (absence)	1 (absence)	1 (absence)	1 (absecne)	1 (absence)	1 (absence)	1 (absecne)
⑤ tolerant	5 (23.3%)	5 (13.9%)	3 (39.9%)	1 (82.1%)	3 (50.9%)	1 (79.6%)	5 (2.2%)
⑥ immigrant	5 (2.8%)	5 (0.7%)	5 (15.8%)	1 (76.1%)	5 (1.8%)	5 (8.6%)	5 (0.0%)
⑦ accidents	5 (0)	5 (0)	5 (0)	1 (4)	3 (2)	1 (6)	5 (0)
⑧ insectivores	3 (15.5%)	5 (22.7%)	3 (10.3%)	1 (6.0%)	5 (23.6%)	1 (0.4%)	3 (15.5%)
⑨ herbivores	5 (90.0%)	5 (60.0%)	1 (0.0%)	1 (0.0%)	1 (17.0%)	1 (20.0%)	3 (50.0%)
⑩ CPUE	5 (2.68)	5 (2.23)	1 (0.96)	5 (2.33)	1 (1.33)	3 (1.88)	3 (2.02)
IBI	40	36	32	20	30	20	34
Class	*Good*	*Fair*	*Fair* ～*Poor*	*Poor* ～*Very Poor*	*Fair* ～*Poor*	*Poor* ～*Very Poor*	*Fair*

[1)] Naka locates in Ibaragi and Tochigi prefectures (b in Fig. 3-1).

[2)] Naka locates in Tokyo and Saitama prefectures (d in Fig. 3-1).

See Table 3-5 for details of metrics.

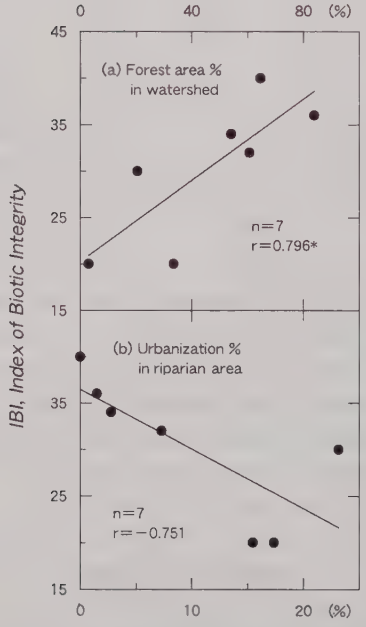


Fig. 3–2. Relationship between *IBI* and land use [forest area % in watershed (a) and urbanization % in riparian area (b)] on the seven streams in Kanto district.

た。土地利用の資料として，上記の河川別の土地利用面積を利用した。検討方法として，土地利用面積を河川流域あるいは河畔に占める割合（%）に換算し，*IBI* との関係について相関分析を行った。得られた相関係数の中で値が高いものを Fig. 3–2 に示す。結果として，*IBI* は河川流域の緑地面積の割合と正の相関関係をもち（Fig. 3–2a），河畔における建物密集地の割合とは負の関係を示した（Fig. 3–2b）。

なお，第Ⅳ章においては *IBI* の妥当性に関するより詳細な検討として，魚類資源の生息場所の環境要因との関係を精査する。環境要因データが整備されている新たな資料を解析対象とし，*IBI* と数量的・質的データからなる土地利用，河川構造物，水質，流況的要因との関連性を，Generalized Linear Model（一般化線形モデル）を利用して評価する。

第3節 考 察

本章の *IBI* は森林などの自然的環境が保全され，河川近隣に建物が少ないほど高くなる傾向を示した（Fig. 3–2）。*IBI* と土地利用との関係は

Steedman (1988) で詳細に検討されており，河川流域や河畔における森林面積とは正，河川流域における都市面積とは負の相関関係をもつなど，本章と同様の結果が得られている。さらに，Steedman (1988) は良質かつ豊富なデータが揃えば，土地利用の状況が河川生態系に与える影響を重回帰式によってモニター (*IBI* を予測) できると結論している。本章ではデータ数が少なかったために相関分析だけに留めざるを得なかったが，土地利用という環境改変が魚類群集に与える影響を，*IBI* によって評価できる第一歩を記したといえよう。

本章では具体的に取り扱ってはいないが，各河川の *IBI* (Table 3–8) は土地利用以外にも，水質汚濁指標の BOD (生物化学的酸素消費量) などの環境要因とも深く関連している可能性がある (リバーフロント整備センター 1991，リバーフロント整備センター 1993 など)。*IBI* と環境改変に関連する様々な指数や指標との総合的比較は，*IBI* の有効性や問題点を明確にでき，*IBI* の発展へと大きくつなげることができる。Leonard and Orth (1986) で利用されている文化的汚染指数や水質指数，Karr *et al.* (1987)，Angermeire and Schlosser (1987)，Hughes and Gammon (1987) で利用されている群集の多様度指数など，比較可能な指数が多数存在している。一般的な環境を指標化する方法が日本計画行政学会 (1986) で詳説され，新たな環境指標の構築とともに *IBI* との関連性についても検討しなければならない。

本章の *IBI* 評価については *Good* から *Very Poor* までが得られているが (Table 3–6)，Karr (1981) が示した概念 (Table 3–2) とは一致しない所もある。これは従来の *IBI* の項目内容を修正し，さらに項目数までも減らしているためであり，*IBI* の評価に関する概念については，評点基準に関連させて改めて設定し直す必要がある。

本章の評点基準 (Table 3–5) に関しては曖昧な点が残されている。基準を明確にさせるには，関東地方の河川の多量のデータが必要である。質・量ともに情報を増やし，妥当な基準を設定しなくてはならない。関東地方のあらゆる河川の精力的な調査が望まれる。ただし，関東地方で設定した基準を他の地域 (北海道地方や関西地方など) には適用できない。本章における基準は，あくまで対象とした関東地方の河川の中での相対評価のみに利用できる。他の地域の評価基準に関しては，全国データを入手して検討していく必要がある。一方，Fausch *et al.* (1984) が提案しているように，河川形態に基づく評点基準も検討すべき課題である。Fausch *et al.* (1984) では魚種数に関連する項目について，河川流程と最大生息種数との回帰直線の傾きを利用している。本方法はその後の *IBI* の研究事例でも利用されることが多い。河川流程の回帰を日本にそのまま適用できるとは限らないため，河川流量，川幅，水深などの他の生息場所の環境要因とも兼ね合わせて検討する方法が望まれる。

本章で設定した *IBI* の項目のうち (Table 3–5)，項目の内容と魚類の特徴が完全に一致しないものがいくつか存在した。特に，項目⑧の昆虫食性種として採用した魚種は状況によっては藻類も摂食することが知られている (宮地ら 1976，川那部・水野 1989)。下流～中流域の生息魚類は主として雑食性が多いことから，本項目の内容については修正あるいは項目そのものを削除した方が良いかもしれない。項目⑧の概念である餌生物の状況評価に関しては，日本の淡水魚類から見積もることは難しいと考えられる。

本章の魚類データは定量的に得られているわけではない。日本の河川では特に，電気漁 (Bayley *et al.* 1989，Riley and Fausch 1992，Dwyer and Erdahl 1995) が一般的に禁止されていることからも，定量的データを入手することは難しい。調査区間や調査時期の設定に関する知見 (Angermeire and Schlosser 1986，Karr *et al.* 1987) を重要視し，データの定量化に向けて努力することが必要である。定量的データが入手できると解析にも幅が広がり，例えば，Angermeire and Karr (1986) や Karr *et al.* (1987) が行った稚魚の加入が *IBI* に及ぼす影響などについても検討することが可能である。

本章では，群集評価手法における *IBI* の位置づけとして，これまで利用されてきたいくつかの手法 (Table 3–1) について概説した。さらに近年考案された手法として，群集の多様性を可視

的にあらわすアメーバ法（Brink *et al.* 1991）やTw値（中村ら 1995）などがあり，沿岸海域のミティゲーション効果の生態環境評価手法として適用されつつある。*IBI* のように評点を与えて評価する *HEP*（*Habitat Evaluation Procedures*）やフィールドデータを重視した *BEST*（*Biological Evaluation Standardized Technique*）などもミティゲーション効果の評価手法として注目されている（Barnett *et al.* 1991，中村ら 1995）。*IBI* そのものについても現在アメリカでは沿岸海域への拡張が試みられ（Thompson and Fitzhugh 1986），河川・沿岸を通じての評価手法の進展が認められる。*IBI* による沿岸の群集評価については将来的な課題であるが，ミティゲーション効果に関連する評価手法の長所と短所を検討して，大きく発展させることが可能である。

日本において *IBI* が実際に利用されるには，まだ数多くの課題を克服しなくてはならない。計算や評価の方法が簡単であり，地域的な拡張が容易なことから，今後多くの適用事例を積み重ね，評価事例を通じて手法を確立して行く方向が望まれる。

第Ⅳ章　Generalized Linear Model による影響評価

人為的環境改変が魚類資源に与える影響は，統計学的手法の利用によって始めて客観的に評価される。例えば，環境改変前後の生息個体数の代表値（平均値など）を比較する場合，値そのものの比較だけでは，データのばらつきを考慮できず，直観的な判定しかできない。実際，現場で得られたデータには環境改変による影響の他にも，年や季節などの自然的な環境変動，努力量や採集用具の選択性の偏りなどにより，データにはかなりの度合いでばらつきが認められる。統計学的手法はデータのばらつきを確率理論的に基準化し，代表値間の差に関して客観的評価を与えてくれる。環境改変の影響評価として必要不可欠な手法である。

統計学的手法は仮説検定と回帰分析に大きく2分される。仮説検定では設定した帰無仮説に対して棄却するか，しないかを判定する。代表値に関する差の有無の評価，構築した統計モデルに意味が有る，無しなどを検定によって判定できる。仮説検定には多種多様の手法が存在し（石居 1975，藤沢 1978，藤井 1983，脇本ら 1984，伊藤ら 1985，田中・垂水 1986，白旗 1987，石村 1992），なかでもデータが正規分布していると仮定して，2つの平均値間の差を評価する‘平均値の差の検定（t 検定）’が代表的である。さらに，2つ以上の平均値を比較する場合には，分散分析などを適用することができる。

一方，回帰分析ではいくつかの性質の異なる変数あるいは要因を用いて，各変数のデータから定量的関係を推定することができる。推定された関係は統計モデルとして成立し，予測モデルとしても利用できる。最も単純な解析は2つの変数を用いた相関分析であり（石居 1975，藤沢 1978，藤井 1983），一般に多変量解析と呼ばれている。連続的な数量的データを解析する場合には，重回帰分析，主成分分析，判別分析を利用でき，離散的な質的データの解析には，数量化Ⅰ類，Ⅱ類，Ⅲ類，Ⅳ類を使用できる（田中ら 1984，伊藤ら 1985，柳井ら 1986，有馬・石村 1987）。仮説検定と同様に，解析目的により手法を使い分ける必要がある。

近年のコンピュータ（パーソナルコンピュータ）の急速な進歩は，統計学的手法の発展にも大きく寄与している。水産資源解析学の研究分野では，統計モデルの推定に最尤法が導入され，妥当なモデルの選択には *Akaike Information Criterion*（*AIC*：赤池情報量規準）が利用されるようになった（松宮 1993）。さらに，これまでは解析に合わせて使い分けていた手法が，たった一つで対処できる *Generalized Linear Model*（*GLM*：一般化線形モデル）が最近注目されている（平松 1994b，1995b）。*GLM* は Nelder and Wedderburn（1972）と McCullagh and Nelder（1989）によって確立され，従来の線形正規モデルにおける正規分布の枠組みを緩和し，正規分布の仮定になじまない線形モデルに対しても，統一的に線形的推測が可能となるよう拡張されたものである。t 検定や分散分析，重回帰分析

や数量化Ⅰ類などの従来の統計学的手法を総括したものである（田中ら 1990，田中ら 1993，平松 1995b）。

水産資源解析学の研究事例としても，*GLM* の適用が諸外国も含めて認められるようになった。研究対象としては，カツオ・マグロ類や底魚漁業における *CPUE*（*Catch Per Unit of Effort*：単位努力あたり漁獲量）の標準化に使われることが多い（石塚 1991，Hilborn and Walters 1992，Large 1992）。*GLM* で標準化された *CPUE* は，その後の資源量推定法のチューニング *VPA*（*Virtual Population Analysis*：コホート解析）で利用されている（石塚 1991，平松 1994b，1995b）。その他の事例については，アメリカのツノガレイ漁業に関するトロール網の網目選択性曲線の推定（Millar and Walsh 1992），音響機器による資源量推定に関する問題点の定義付け（Foote and Stefánsson 1993），太平洋のカツオ・マグロまき網漁業における魚群発見率の推定（Campbell *et al.* 1993）にも利用されている。標識再捕データの解析にともなう疑似尤度の推定に，*GLM* を適用した事例も発表されている（Bayley 1993，北田・岸野 1993，Kitada *et al.* 1994）。

生物資源の個体群動態に関する研究事例としては，アメリカ西部沿岸沖の太平洋マイワシ資源の産卵親魚と海面水温との関係の評価（Jacobson and MacCall 1995），ガラパゴス諸島の海産イグアナの生残に及ぼす影響要因の模索（Laurie and Brown 1990）などがある。*GLM* を時系列解析に導入した Li（1994）の統計学的理論に関する高度な研究も発表されている。*GLM* の統計学的理論に関する参考書としては McCullagh and Nelder（1989）があり，入門書としては Dobson（1990）などがある。日本語では田中ら（1990）や田中ら（1993）（Dobson 1990 の訳書）が出版されているが，両者ともに統計学的な教科書である。平松（1994b，1995b）は水産資源解析学分野への *GLM* の導入に先立ち，平易な表現による解説を行っている。

本章では，人為的環境改変の統計学的な影響評価手法として *GLM* を利用したいくつかの解析を試みる。*GLM* の統計学的特徴を述べ，従来の手法との関連性について略述する（第 1 節）。魚類生息量に影響を与える都市化要因を模索し（第 2 節），河川改修（第 3 節）や人工構造物（第 4 節）の影響評価に利用する。本章の考察は第 5 節で行った。

第 1 節　Generalized Linear Model および従来の手法との関連性

Generalized Linear Model

Nelder and Wedderburn（1972）と McCullagh and Nelder（1989）によって確立された *GLM*（*Generalized Linear Model*）は，従来の線形正規モデルにおける正規分布の枠組みを拡張し，正規分布の仮定になじまない線形モデルに対しても統一的な線形的推測を可能にしたものである。以下は主として，田中ら（1990）と田中ら（1993）に準拠した *GLM* の内容を説明する。

GLM では，ランダム成分，系統的成分，連結関数の要素を解析に応じて選択することにより，従来の様々な線形モデル（対数線形回帰モデル，ロジスティック回帰モデル，比例ハザードモデルなど）を統一的な枠組みの中で取り扱える利点がある。*GLM* の特徴は，①データ分布が多くの統計学的手法で仮定されている正規分布に制約されないこと，②重回帰モデルなどで数量的・質的データを同時に取り扱えること，③目的変数と説明（要因）変数との関係が線形にとらわれずに，簡単な関数なら分析できることなどが挙げられる。①～③の特徴を詳述すると次のようになる。

特徴 1：①はランダム成分の要素（確率分布）を自由に選択できることを意味する。ランダム成分とは，仮説検定の場合は対象データそのもの，多変量解析の場合は目的変数に対応する。ランダム成分の要素として正規分布以外には，2 項分布，多項分布，ポアソン分布，ガンマ分布などがある。一般に *GLM* で取り扱える分布は指数分布族が対象となる。

GLM では確率分布が指数分布族に限定されることから，一般の最尤法（坂元ら 1983，松宮

1993）とは異なる長所と短所をもつ。解が一意的に得られることが長所である。最尤法のように初期値を変えて，結果の検討を繰り返す必要はない（通常，最尤法の反復計算には初期値の選択が面倒であるが，*GLM* では自明な初期値を利用できる）。一方，指数分布族には'0'を特別扱いできないので，直接モデルでは取り扱えない短所をもつ。何らかの工夫が必要であり，いくつかの方法も試みられている。0 に小さな値を加えることも 1 つの方法である。

特徴 2：②は系統的成分の要素を選択できることに相当する。構築されるモデル（データ）構造が，次の 4・1 式の線形モデルで表現されれば解析できる。

$$\begin{cases} Y_1 = \theta_1 x_{1,1} + \theta_2 x_{1,2} + \cdots + \theta_p x_{1,p} + \varepsilon_1 \\ Y_2 = \theta_1 x_{2,1} + \theta_2 x_{2,2} + \cdots + \theta_p x_{2,p} + \varepsilon_2 \\ \quad \vdots \\ Y_n = \theta_1 x_{n,1} + \theta_2 x_{n,2} + \cdots + \theta_p x_{n,p} + \varepsilon_n \end{cases} \quad (4 \cdot 1)$$

ここで，Y は目的変数，応答変数，従属変数，結果変数，x は要因変数，説明変数，独立変数，予測変数などと呼ばれている。本章では Y を目的変数と呼び，x を要因変数と呼ぶ。θ は要因変数 x の係数であり，推定されるパラメータである。ε はランダムな誤差で互いに独立である。4・1 式は目的変数 Y を p 個の要因変数 x を用いて説明する，n 組のデータからなる *GLM* である。

目的変数 Y に仮定するデータ分布（特徴 1）によって，*GLM* では目的変数 Y と要因変数 x に，連続的な数量的データと離散的な質的データからなる変数を同時に扱うことができる。質的データには，名義的な分類と順序に基づく分類があり，赤・青・黄，丸・四角と大・中・小，強・弱などのいくつかのカテゴリーによってあらわされる。特に，カテゴリーが 2 つの場合は 2 値変数とも呼ばれている。カテゴリー間の順序の有無にとらわれず，対応するカテゴリーには 1，それ以外は 0 というダミー変数が利用される。質的データからなる要因変数は因子となり，因子のカテゴリーは水準となる。数量的データからなる要因変数は共変量と呼ばれている。

特徴 3：③は連結関数の選択に対応する。目的変数 Y に微分可能な単調関数を用いることができ，代表的なものには自然対数の ln が挙げられる。その他にはロジット関数，プロビット関数，補対数－対数関数などがある。

以上の 3 つの特徴により，具体的には，従来の重回帰分析や数量化 I 類では対応できない，数量的変数と質的変数を混合させた解析ができる。さらに，質的変数（要因または因子）間の交互作用，順位付けが不可能なカテゴリーをもつ質的変数も導入できる。繰り返し数が不揃いのデータや欠測値のあるデータ，多変量を用いた分散・共分散分析は従来の手法では取り扱えないが，*GLM* では解析できる。要因効果の有無を調べるだけではなく，数量的評価も可能である。

GLM では 4・1 式のパラメータ $(\theta_1, \cdots, \theta_p)$ を最尤法による繰り返し重み付き最小 2 乗法で推定する。最尤推定量は漸近的に不偏である。推定されたパラメータの信頼区間はパラメータ間の分散共分散行列によって評価される。パラメータの統計学的有意性に関する検定には，Wald 検定や尤度比検定が利用され，多重比較には Scheffé の方法，Bonferroni の方法，Dunn-Šidák の方法，Tukey-Kramer の方法などが利用されている。モデルの選択やデータへの適合度を評価するためには，逸脱度や一般化ピアソン χ^2 統計量と呼ばれる対数尤度比基準（尤度比検定）が利用され，AIC の考え方も適用できる。

なお，指数分布族の定義，連結関数の特徴，*GLM* のパラメータ推定やモデルの適合度評価（検定）に関する統計学的諸事項については，田中ら（1990）と田中ら（1993）に詳説されている。

従来の手法との関連性

GLM で取り扱うことができる従来の代表的な手法を Dobson（1990）から引用して Table 4–1 に整理した。各々の手法はすべて指数分布族に属するデータ分布をもち，データ構造が 4・1 式に従い，さらに目的変数と要因変数が簡単な連結

Table 4–1. Major statistical methods available from *GLM*, *Generalized Linear Model* and relation to application in chapter IV (modified from Dobson 1990)

Explanatory variables	Response variable: Binary (qualitative)	Response variable: Nominal with more than two categories (qualitative)	Response variable: Continuous (quantitative)
Binary	2×2 contingency tables; logistic regresion; log-linear models	Contingency tables; log-linear models	*t*-test
Nominal with more than two categories	Generalized logistic regression; log-liear models	Contingency tables; log-linear models [chapter 4.4]	Analysis of variance [chapter 4.5]; quantification theory type I
Continuous	Dose-response models including logistic regression	[1]	Multiple regression
Some continuous and some categorical	Generalized logistic regression models	[1]	Analysis of covariance; multiple regression [chapter 4.3]

[1] Data involving a nominal response variable with more than two categories and continuous explanatory variables are often analyzed by redefining the problem so that the roles of the response and explanatory variables are interchanged.

関数でつながっている。例として，t検定と重回帰分析が *GLM* で対処できることを示す。

t 検定では，指数分布族の中から正規分布をデータ分布として選択する。データ構造として目的変数 Y に検定対象の n 個の数量的データを対応させる。要因変数 x には質的データを採用して，2つのカテゴリーをもつ2つの要因変数（x_1 と x_2）を設定する。ここで x_1 と x_2 は，平均を求めるために区分される目的変数 Y のデータグループに相当し，各々のデータが属するグループに 1，属さないグループには 0 のダミー変数が与えられる。要因変数の係数 θ は各グループの平均に対応し，$Y_1, \cdots, Y_i$ $(i < n-1)$ の平均を θ_1, $Y_{i+1}, \cdots, Y_n$ の平均を θ_2 とする。

4・1 式の形式で t 検定のデータ構造を表現すると，

$$\begin{cases} Y_1 = \theta_1 x_{1,1} + \theta_2 x_{1,2} + \varepsilon_1 \\ \quad \vdots \\ Y_i = \theta_1 x_{i,1} + \theta_2 x_{i,2} + \varepsilon_i \\ Y_{i+1} = \theta_1 x_{i+1,1} + \theta_2 x_{i+1,2} + \varepsilon_{i+1} \\ \quad \vdots \\ Y_n = \theta_1 x_{n,1} + \theta_2 x_{n,2} + \varepsilon_n \end{cases} \qquad (4 \cdot 2)$$

となり，x_1 と x_2 にダミー変数を代入して整理すると，

$$\begin{cases} Y_1 = \theta_1 \cdot 1 + \theta_2 \cdot 0 + \varepsilon_1 \\ \quad \vdots \\ Y_i = \theta_1 \cdot 1 + \theta_2 \cdot 0 + \varepsilon_i \\ Y_{i+1} = \theta_1 \cdot 0 + \theta_2 \cdot 1 + \varepsilon_{i+1} \\ \quad \vdots \\ Y_n = \theta_1 \cdot 0 + \theta_2 \cdot 1 + \varepsilon_n \end{cases} \qquad (4 \cdot 3)$$

$$\begin{cases} Y_1 = \theta_1 + \varepsilon_1 \\ \quad \vdots \\ Y_i = \theta_1 + \varepsilon_i \\ Y_{i+1} = \theta_2 + \varepsilon_{i+1} \\ \quad \vdots \\ Y_n = \theta_2 + \varepsilon_n \end{cases} \qquad (4 \cdot 4)$$

が得られる。ここで，ε は平均が 0，分散が σ^2 の正規分布 $N(0, \sigma^2)$ に従う誤差である。検定には，すべてのデータの平均 θ_0 を用いた次式のモデルを構築して，

$$\begin{cases} Y_1 = \theta_0 + \varepsilon_1 \\ \quad \vdots \\ Y_i = \theta_0 + \varepsilon_i \\ Y_{i+1} = \theta_0 + \varepsilon_{i+1} \\ \quad \vdots \\ Y_n = \theta_0 + \varepsilon_n \end{cases} \qquad (4 \cdot 5)$$

4・4と5式のうち，どちらがYをうまく説明しているか比較検討する。4・4式の方がYをうまく説明しているのなら，平均θ_1とθ_2には差があることになり，4・5式の方であれば差はないことになる。t検定では目的変数Yと要因変数xが恒等になるように，連結関数$Y=x$を採用している。なお，分散分析もt検定と同様の手順で，要因変数xの数を拡張させて*GLM*で解析できる。

すべてのデータが数量的な重回帰分析への適用は簡単である。t検定と同じように正規分布を目的変数のデータ分布とし，データの構造には4・1式をそのまま利用する。目的変数Yがp個の要因変数xによって恒等的（$Y=x$）に説明されるようにする。要因変数xの係数θは偏回帰係数となる。

本章での解析をTable 4–1に位置付けた。すべての解析では目的変数のデータに正規分布が仮定される。第2節では従来の重回帰分析と数量化Ⅰ類を拡張した解析を行い，数量的データの目的変数を採用し，数量的・質的データの要因変数を用いる。連結関数は恒等である。第3節では従来の対数線形モデルを取り扱う。目的変数と要因変数が両者ともに質的データからなり，連結関数にはlnを利用する。第4節では従来の分散分析を応用した解析を行う。目的変数が数量的データ，要因変数が質的データからなり，恒等な連結関数が適用される。

第2節　都市化要因の評価

考え方

人為的環境改変が魚類資源に与える影響は，生息個体数やその他の数量的指標（第Ⅲ章の*IBI*など）の変化を通じて把握することができる。さらに魚類資源の情報だけではなく，環境改変を被った生息場所の環境要因データも得られると，魚類に最も大きな影響を及ぼす要因の同定や影響の波及範囲なども精査できるようになる。今後の環境改善や開発技術を向上させるための具体的な方向性を見いだすことができ，漁業環境アセスメントにおける影響の予測評価手法にとっても貴重な情報となり得る。これらの解析手法としては回帰分析が多用され，分析では結果に相当する目的変数Yに魚類データ，原因に対応する要因変数xに環境要因データがそれぞれ用いられる。

人為的環境改変に関連する魚類生息場所の環境要因は様々である。例えば，水質状況をあらわす代表的要因をみると，河川の有機汚濁の指標であるBOD，沿岸や湖沼での同等の指標であるCOD（化学的酸素要求量）などが存在する。他の水質的要因としては水色や臭気などもある。環境要因には2種類の性質があり，要因の表現方法（測定データ）に応じて区別することができる。1つは連続的な数値データで表現する数量的要因であり，データは測定機器や化学分析によって得られる。BODやCODは数量的要因に属する。2つは離散的な数値やカテゴリーを用いて表現する質的要因である。質的要因は視覚や嗅覚などの人間の直観的判断に基づくものが多く，水色や臭気などもその一例である。

回帰分析を行うための従来の手法は，要因変数の性質に応じて使い分ける必要がある。要因変数が数量的要因の場合は重回帰分析，要因変数が質的要因の場合は数量化Ⅰ類を使用する。重回帰分析では限られた質的要因なら取り扱うことができる。データが離散的数値や2つのカテゴリーから構成される場合，特に，カテゴリーが2つのときは，1または0を使って対応するカテゴリーを表現できる。重回帰分析で対処できない質的要因は，3つ以上のカテゴリーをもつ場合である。離散的数値を使って評点付けする方法（0・1・2など）も考えられるが，順位が付けられないカテゴリーや評点の与え方（等間隔か不等間隔かなど）に問題が生じる。数量化Ⅰ類では数量的要因は取り扱うことができず，質的要因間の交互作用も検討できない。

*GLM*を回帰分析に利用すると，重回帰分析や数量化Ⅰ類では対処できない解析ができる。要因変数として数量的要因と質的要因を同時に取り扱うことができ，重回帰分析に課されていた3つ以上のカテゴリーをもつ質的要因，数量化Ⅰ類に課されていた質的要因間の交互作用も取

り扱うことができる。前述したように，環境改変に関連する魚類資源の生息場所の環境要因には，数量的なものだけではなく，質的なものも多く存在する。生息場所の特徴や構造をあらわす様々な要因変数との定量的関係を，*GLM* では制約なしに解析することが可能である。

本節では *GLM* を利用して，宅地開発や工場建設，河川改修や護岸整備など，いわゆる都市開発が魚類資源の生息量の指標（魚類指標）に与える影響要因を空間的に吟味する。具体的には都心部とその周辺部の河川を対象として，魚類指標には人間活動が魚類群集に与える影響評価指数 *IBI* と魚種別個体数を取り上げ，生息場所の環境要因には数量的要因と質的要因を採用した。従来の手法（重回帰分析と数量化 I 類）による解析結果と比較して，影響評価手法としての *GLM* の有効性も検討した。

なお解析の前提として，各々の河川の調査定点はかつて同程度に魚類が生息し，生息場所の環境状況も類似していたことを設定する。解析対象の資料期間が 1985～93年であることから，各定点間のデータの差は数 10年前の高度成長や顕著な都市再開発に基づくものとした。魚の移動も少なく，採集データは調査定点の生息量を反映しているものとした。

資　　料

資料の説明

東京都環境保全局水質保全部発行の 1985～93年（9 年間）の水生生物調査報告書を用いた。調査では，東京都内の河川に 42 定点，東京湾内に 20 定点の合計 62 定点が設定され，河川では魚類，底生動物，付着珪藻，沿岸海域では魚類，底生動物，付着動物，鳥類が調査対象とされている。毎年の調査回数は定点や対象生物によって異なるが，河川の魚類調査についてはすべての定点で年 1 回，8～9 月に実施されている。解析では，海水による影響が少なく，さらに地形的形態も大きく異ならない，都内の 24 河川に属する 30 調査定点を選択した。各調査定点の位置を Fig. 4–1 に示す。

魚類の調査では，主に投網とタモ網が採集用具として使用されている。投網で採集した個体については魚種別の個体数と湿重量（g），個体別の全長・標準体長（mm）と体重（g）を記録している。タモ網による採集個体については個体数が少なく（10 個体以下），体重も軽い（1 g 未満）ことから，種名の同定のみを行っている。採集努力量を一定とするため，投網の目合いや打網回数，タモ網の採集時間は統一している。採集時の流速や水深，天候などの現場状況，水温や透視度，pH などの水質状況も測定している。

もう一つの資料として，国土地理院発行の 2 万 5 千分の 1 の地形図を利用した。水生生物調査報告書の調査期間に対応させて，1990～95年に発行された最新版の地形図から，調査報告書に記述されていない調査定点付近の土地利用の状況を把握した。定点を基点として，上流および下流へ 1 km ずつの合計 2 km 区間の河畔における土地利用や比較的大きな構造物の面積を読み取り計測した。

魚　類

1985～93年の調査期間において合計 58 魚種，17,974 個体が採集された。ウグイ，オイカワ，ギンブナの順に多く出現し，各魚種は全個体数の 25.6%，21.5%，19.0% をそれぞれ占めていた。調査定点別の魚種数では，多摩川最下流と秋川の 23 魚種が最も多く，境川の 2 魚種と白子川の 3 魚種が少なかった（Fig. 4–1）。採集魚種を検討すると，調査定点はいわゆる日本の河川の下流～中流域の魚類相をもち，定点間に顕著な差は認められなかった。各々の調査定点を統一的に比較することが可能である。

水生生物調査報告書の調査期間を解析対象期間とし，解析に用いる魚類指標および生息場所の環境要因を一覧にして Table 4–2 に示す。魚類指標として *IBI* を取り上げ，*IBI* を算出するための項目や各項目の実測値に対する評点付けは，おおむね Table 3–5 に準拠した。魚種別個体数としては，オイカワ，ウグイ，コイ・フナ類（キンブナ，ギンブナ，ゲンゴロウブナ，フナ属雑種，キンギョなどを含む），アユの個体数を採用した。4 魚種は農林水産省統計情報部発行の漁業・養殖業生産統計年報にも掲載され，水産資源として利用価値の高い種である。解析では，

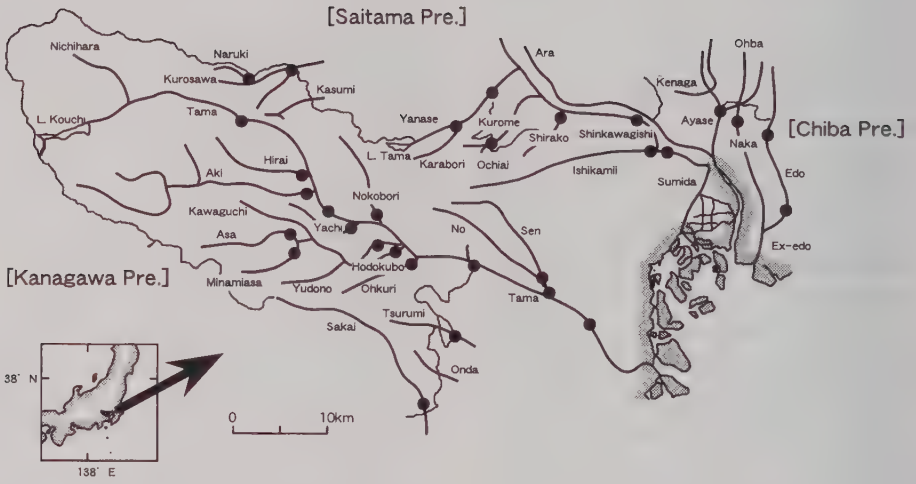


Fig. 4–1. Location of 30 sites on the 24 streams in Tokyo Prefecture. ●, site of fish sampling and environmental survey.

Table 4–2. List of attributes for fish population indexes (response variables) and environmental factors (explanatory varibales) on fish habitat

Variable	Unit (category)	Analyzed statistic	Attributes	Data citation
Fish population index (response)				
IBI, Index of Biotic Integrity	Score	Mean[1]	Quantitative	Report of fish sampling and environmental survey published by Tokyo Prefecture
Fish species Japanese pale chub	Individuals	Mean	Quantitative	
Japanese dace	Individuals	Mean	Quantitative	
Cyprinidae, *Cyprinus caprio* and *Carassius* spp.	Individuals	Mean	Quantitative	
Ayu	Individuals	Mean	Quantitative	
Total of the four fish species	Individuals	Mean	Quantitative	
Environmental factor (explanatory)				
① urbanization ratio	%	No treatment[2]	Quantitative	Topographical map on a scale of 1 to 25,000
② country ratio	%	No treatment	Quantitative	
③ forest ratio	%	No treatment	Quantitative	
④ revetment ratio	%	No treatment	Quantitative	
⑤ *BOD, Biochemical Oxygen Demand*	mg/*l*	Mean	Quantitative	Report of fish sampling and environmental survey published by Tokyo Prefecture
⑥ odor intensity	None; a slight; a little; somewhat	Mode[3]	Qualitative	
⑦ transparency	Clear; muddy	Mode	Qualitative	
⑧ current	Suitable; none	Mode	Qualitative	

[1] Mean on site from 1985 to 1993.

[2] Only one data from 1990 to 1993.

[3] Mode on site from 1985 to 1993.

4魚種合計の個体数も使用する（Table 4–2）。

環境要因

環境改変に関連する魚類生息場所の環境要因として，5個の数量的要因と3個の質的要因を取り上げた（Table 4–2）。数量的要因には，①建物密集地面積率（%：河畔面積に占める割合），②畑・果樹面積率（%），③森林面積率（%），④護岸率（%），⑤BOD（mg / *l*）を採用した。質的要因には，⑥下水臭気（無臭・微臭・弱臭・中臭；直観的判断に基づくカテゴリー），⑦透視度（良い・悪い；50 cm 以上と未満），⑧水の流れ（有り・無し；水生生物調査報告書では順流と非順流）を用いた。①～④は地形図から計測した要因であり，①～③は土地利用状況，④は人工構造物の設置状況をあらわす。⑤～⑧は水生生物調査報告書から引用した要因であり，⑤～⑦は水質状況，⑧は流況を意味する（Table 4–2）。

方　　法

データ

解析対象データは大規模な都市開発後のものに相当する。対象期間の魚類の再生産や自然的な環境要因がもたらす変動を取り除くため，さらに地形図から読み取った要因（①～④）は各定点ごとに1つしか入手できないために，解析には調査定点別の1985～93年の9年間の平均あるいは代表値（最頻値）を採用する（Table 4–2）。

IBI については平均に相当する値を算出した。各項目の実測値に9年間の平均を採用し，評点（5・3・1）付けに関しても30定点の平均を範囲の基準とした。ただし，弱耐性種の有無（Table 3–5 の項目④）では，対象魚種の出現年数の割合（＝出現年数 ÷ 9）を用いた。餌と基礎生産性を評価する項目（項目⑧と⑨）では関連魚類が全魚種に占める湿重量の割合（%）を，魚類生産性の項目（項目⑩）では1打網当たりの採集湿重量を利用して，9年間の平均を算出した。

平均を採用する要因としては，魚種別および4魚種合計の個体数と数量的環境要因の⑤BODである。最頻値を用いるものは，質的要因の⑥下水臭気，⑦透視度，⑧水の流れである。地形図から読みとった数量的要因の①建物密集地面積率，②畑・果樹面積率，③森林面積率，④護岸率はそのままの値を利用した（Table 4–2）。

相関的関係

調査定点別の魚類指標と環境要因間の相関的関係を Fig. 4–2 に示す。数量的要因については回帰直線，質的要因についてはカテゴリー別の平均±標準誤差も合わせて示す。魚類指標と数量的要因間に相関があるものは全般的に少なかった。*IBI* とアユの個体数が2つの同一要因で類似し，③森林面積率とは正，⑤BODとは負の関係をもつ。一方，魚類指標と質的要因のカテゴリー間には，⑦透視度と⑧水の流れで多くの差が有意に認められた。⑦透視度ではウグイとコイ・フナ類の個体数を除いたものに，⑧水の流れではすべての指標で有意となった。⑥臭気では4魚種合計の個体数のみ差が有意であった。

モデル

魚類生息場に影響を与える生息場所の環境要因を統一的に評価するため，魚類指標を目的変数 Y，環境要因を要因変数 x とする，4・6式の *GLM* を構築した。本節では結果の解釈を容易にするため，質的要因の交互作用はモデルに含めなかった。

$$\begin{aligned} Y_i = {} & \theta_1 x_{i,1} + \theta_2 x_{i,2} + \theta_3 x_{i,3} + \theta_4 x_{i,4} + \theta_5 x_{i,5} + \\ & \alpha_1 x_{i,1,6} + \alpha_2 x_{i,2,6} + \alpha_3 x_{i,3,6} + \alpha_4 x_{i,4,6} + \\ & \beta_1 x_{i,1,7} + \beta_2 x_{i,2,7} + \gamma_1 x_{i,1,8} + \gamma_2 x_{i,2,8} + \\ & C + \varepsilon_i \end{aligned} \qquad (4 \cdot 6)$$

ここで，Y_i は調査定点 i（$i = 1, \cdots, 30$）の魚類指標，$x_{i,1}, \cdots, x_{i,5}$ は調査定点 i の数量的環境要因（順に①, …, ⑤）の測定値である。$x_{i,1,6}, \cdots, x_{i,4,6}$，$x_{i,1,7}$ と $x_{i,2,7}$，$x_{i,1,8}$ と $x_{i,2,8}$ は調査定点 i の質的環境要因（順に⑥，⑦，⑧）のカテゴリーをあらわすダミー変数である。各要因の中で対応するカテゴリーに1，対応しないカテゴリーには0を代入する。C は定数をあらわし，ε_i は平均0，分散 σ^2 の正規分布 $N(0, \sigma^2)$ に従う誤差である。

4・6式で最尤法による繰り返し重み付き最小2乗法で推定すべきパラメータは，$\theta_1, \cdots, \theta_5$，$\alpha_1, \cdots, \alpha_4$，$\beta_1$ と β_2，γ_1 と γ_2，C である。$\theta_1, \cdots, \theta_5$，は重回帰分析の偏回帰係数に相当し，$\alpha_1, \cdots,$

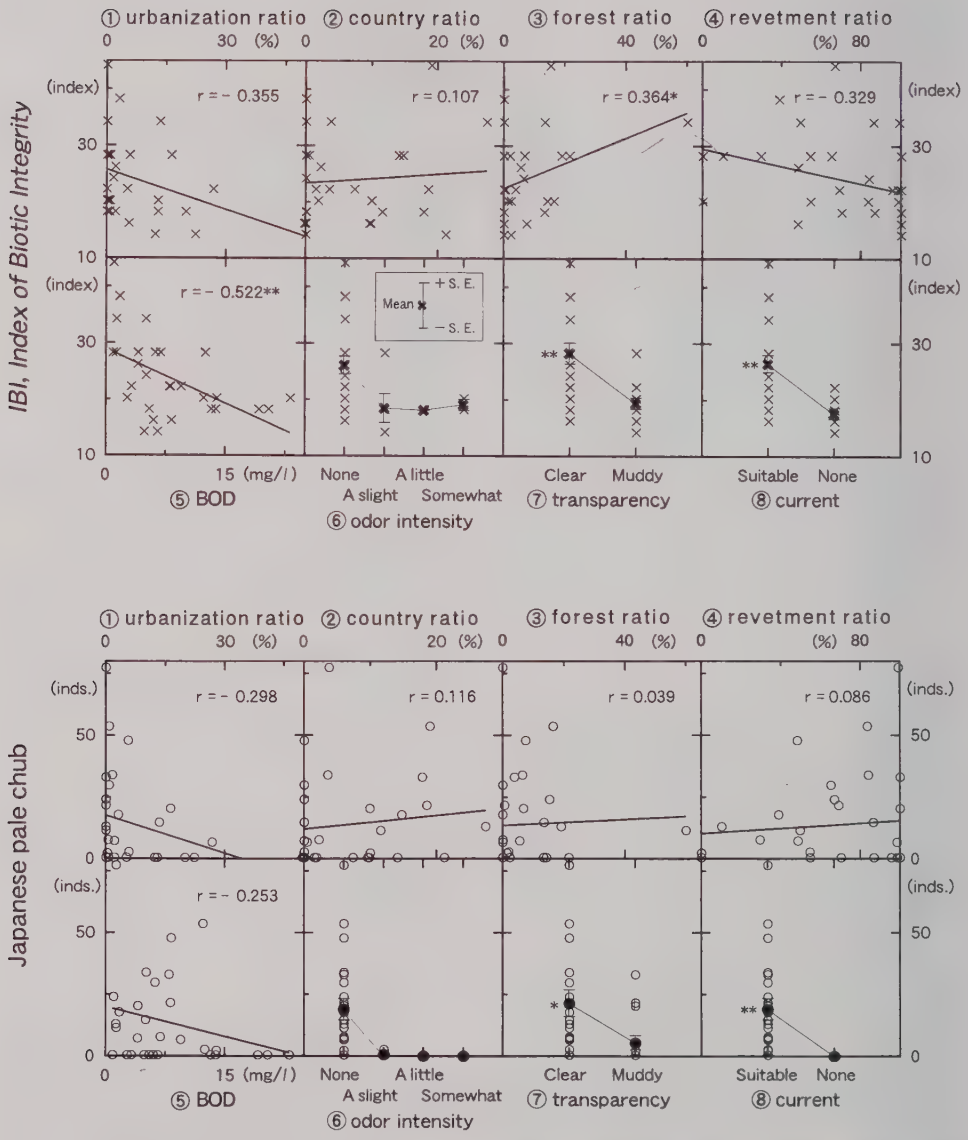


Fig. 4–2. Correlative relationship between fish population indexes and environmental factors. Regression equation by solid line for quantitative factors and means with standard errors for categories of qualitative factors are shown. Asterisks indicate significance of correlation coefficient (r) and difference of means between categories. **, significant at 1% level; *, significant at 5% level.

α_4, β_1 と β_2, γ_1 と γ_2 は数量化Ⅰ類や分散分析（t 検定）の要因効果に対応する。4・6 式は明らかに線形を保持しており，第 1 節の 4・1 や 2〜5 式と形式的に一致する。

解析では，*IBI*，魚種別個体数，4 魚種合計個体数の各々について要因変数を選択しながら妥当なモデルを模索した。変数選択には変数増加法，変数減少法，変数増減法を利用して，モデ

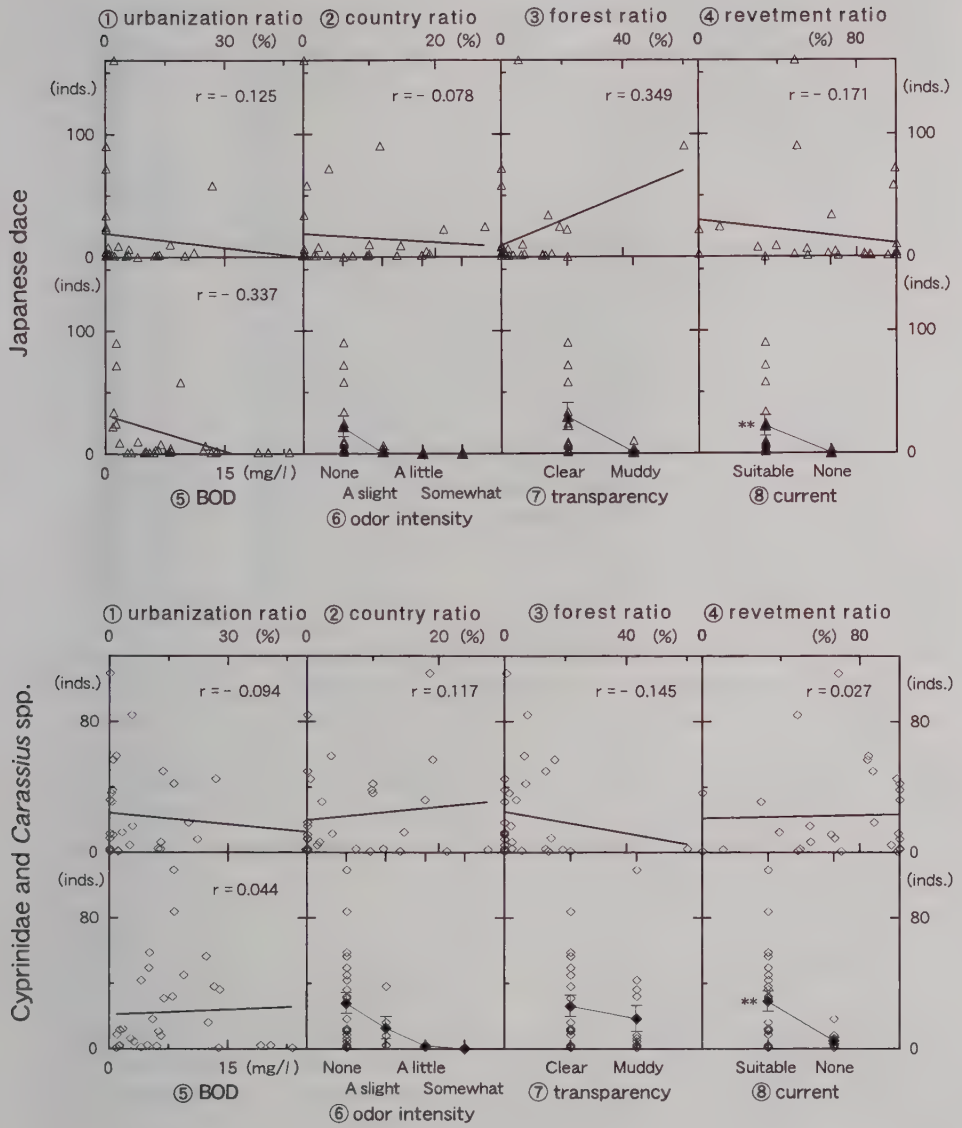


Fig. 4–2. (continued)

ルの選択規準である *AIC* が最小のモデルを最終的に採択した。さらに *GLM* との比較のため，数量的要因だけを用いた重回帰分析のモデル，

$$Y_i = \theta_1 x_{i,1} + \theta_2 x_{i,2} + \theta_3 x_{i,3} + \theta_4 x_{i,4} + \theta_5 x_{i,5} + C + \varepsilon_i \qquad (4 \cdot 7)$$

質的要因だけを利用した数量化Ⅰ類のモデル，

$$Y_i = \alpha_1 x_{i,1,6} + \alpha_2 x_{i,2,6} + \alpha_3 x_{i,3,6} + \alpha_4 x_{i,4,6} + \beta_1 x_{i,1,7} + \beta_2 x_{i,2,7} + \gamma_1 x_{i,1,8} + \gamma_2 x_{i,2,8} + C + \varepsilon_i \qquad (4 \cdot 8)$$

も合わせて構築した。ここで，4・7と8式の記

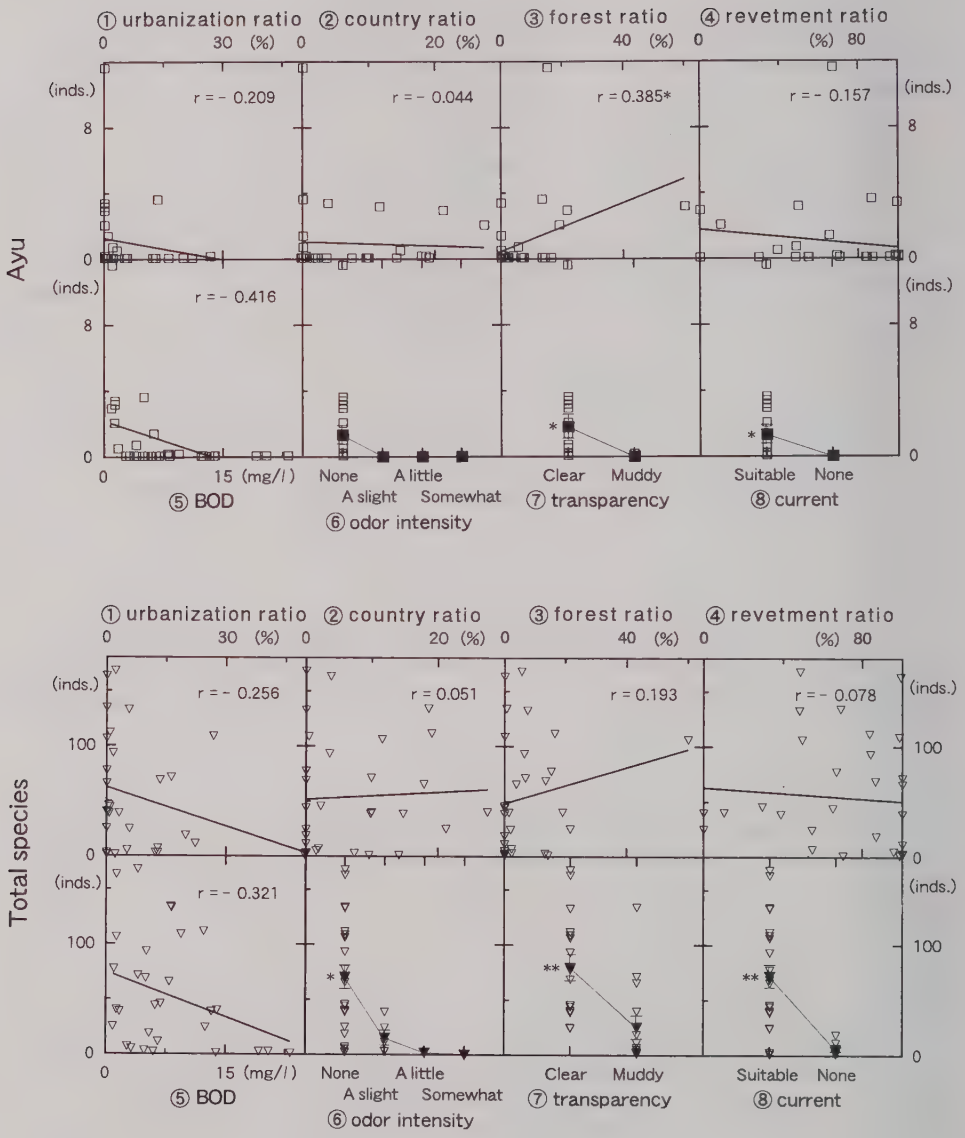


Fig. 4–2. (continued)

号の意味は4・6式と同じである。変数選択やモデルの採択については，*GLM* と同様にした。

結　　果

モデルの比較

魚類指標別の *GLM*，重回帰分析，数量化Ⅰ類について各々の最小 *AIC* を Fig. 4–3 に示す。重回帰分析と数量化Ⅰ類では使用データが制限されているが，数量的要因を質的に，質的要因を数量的に変換させて解析しても，前記で取り上げたいくつかの問題（例えば，質的要因の評点を等間隔にするか不等間隔にするかなど）が生じるために，本節では通常の *AIC* として取り扱うこ

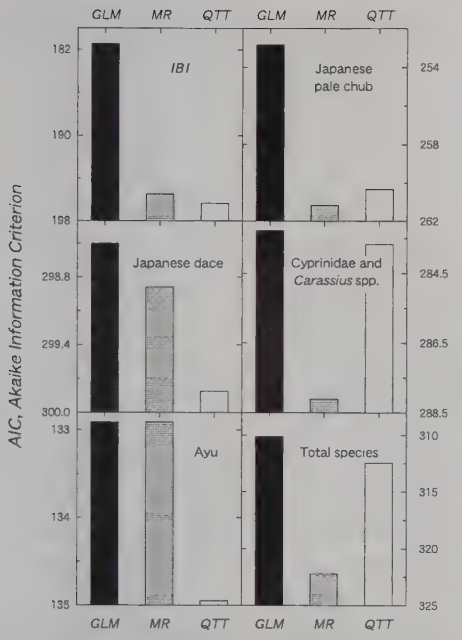


Fig. 4–3. Comparison of minimum *AIC*, *Akaike Information Criterion* for *GLM*, *Generalized Linear Model*, *MR*, *Multiple Regression* and *QTT*, *Quantification Theory Type* Ⅰ on relationship between fish population indexes and environmental factors. Note numerals of *y*-axis.

とにした。

各魚類指標の *AIC* はすべて *GLM* で最小となった（Fig. 4–3）。重回帰分析や数量化Ⅰ類と比較して，*GLM* の *AIC* と最も大きな差が認められたのは *IBI* であった（重回帰分析との差は 14.1）。オイカワと 4 魚種合計についても，数量化Ⅰ類との間には 7.5 と 2.3 の差がみられた。一方，ウグイ，コイ・フナ類，アユでは，*AIC* にほとんど差が認められなかった（Fig. 4–3）。ウグイとコイ・フナ類に関する *AIC* は，それぞれ重回帰分析と数量化Ⅰ類のものよりも，*GLM* がわずかに 0.39 と 0.40 低いだけであった。アユについては，要因変数を選択している内に徐々に質的要因が削除され，最終的に得られたモデルは数量的要因だけによって構成されていた。アユでは重回帰分析の *AIC* と一致した。

魚類生息量の GLM

GLM による魚類指標と環境要因との関係を Table 4–3 に示す。各指標のモデルについて採択された要因変数の係数（数量的要因に関しては偏回帰係数：$\theta_1, \cdots, \theta_5$，質的要因に関しては要因効果：$\alpha_1, \cdots, \alpha_4$，$\beta_1$ と β_2，γ_1 と γ_2）および統計学的有意性（Table 4–3 の * 印），寄与率と式全体の有意性についても記載した。

魚類指標の *GLM* はすべて統計学的に意味がある（Table 4–3）。*IBI*，オイカワ，4 魚種合計に関するモデルの寄与率が順に高く，残りの 3 魚種についてはほぼ同程度に低かった。寄与率の大きさは，3 つの統計学的手法を用いて比較した前述の *AIC* の差の大きさ（Fig. 4–3）を反映している。環境要因の中で最も数多く採択され，有意に認められたものは数量的要因の⑤BOD であった。係数の符号はマイナスとなることが多く，BOD の高い場所では魚類指標値が低くなることを示している。質的要因の⑥下水臭気と⑧水の流れもいくつかのモデルで選択され，有意となった。全般的に下水の臭いがなく，水が順流している場所ほど，魚類指標値が高いことをあらわす。数量的要因の土地利用や人工構造物に関するもの（①～④）は，要因として採択されるが有意になることは少なかった。

魚類指標別に 3 つの寄与率の高いモデルを取り上げると（Table 4–3），*IBI* では⑤BOD，⑥下水臭気，⑧水の流れが変数となり，有意に認められている。BOD が低い（水質が良い）こと，水の流れが有る（水交換が良い）ことによるプラスの効果は常識的な見解を与えるが，下水臭気の存在によるプラスの効果は若干矛盾的な解釈を与える。下水臭気の効果は見せかけの効果に相当するものとして判断され得る。オイカワのモデルでは，①建物密集地面積率，④護岸率，⑥下水臭気が有意となった。要因の係数や効果の符号に基づくと，オイカワは護岸が整備され，建物が密集せずに下水臭がないような場所に多く生息していると理解できる。4 魚種合計のモデルでは，⑤BOD と⑧水の流れが有意となり，水質や水交換の悪さが生息量を規制していることを示している（Table 4–3）。

Table 4–3. Relationship between fish population indexes and environmental factors from multiple regression type *GLM*

Environmental factor (explanatory variable)			Fish population index (response variable)					
			IBI	Japanese pale chub	Japanese dace	Cyprinidae and *Carassius* spp.	Ayu	Total species
Quantiative factors	① urbanization ratio (θ_1)			–0.735*			–0.055	
	② country ratio (θ_2)		–0.177		–1.345		–0.083	
	③ forest ratio (θ_3)				0.914		0.067	
	④ revetment ratio (θ_4)			0.349**				0.411
	⑤ BOD (θ_5)		–1.155**		–1.570	3.105*	–0.140*	–3.253*
Qualitative foactors	⑥ odor intensity	None (α_1)	–8.482	16.503		43.861		
		A slight (α_2)	–6.978 *	–7.560 **		10.301 *		
		A little (α_3)	10.644	–2.856		–29.310		
		Somewhat (α_4)	4.815	–6.088		–24.852		
	⑦ transparency	Clear (β_1)		6.111				
		Muddy (β_2)		–6.111				
	⑧ current	Suitable (γ_1)	6.698 **		11.530			37.524 **
		None (γ_2)	–6.698		–11.530			–37.524
	Constant (C)		37.592	–16.484	25.830	–32.333	2.535	31.936
	R^2		0.725	0.553	0.308	0.318	0.355	0.488
	Equation		**	**	*	*	*	**

GLM with maximum coefficient of determination (R^2) are shown for fish population indexes. Numerals indicate coefficients of explanatory variables selected by the step wise method with *AIC*. Significance of explanatory variables and equation are shown with asterisks. **, significant at 1% level; *, significant at 5% level. θ_1, ⋯, θ_5, α_1, ⋯, α_4, β_1 and β_2 and γ_1 and γ_2 correspond to parameters of equation (4・6) in text.

第 3 節　河川改修の評価

考え方

魚類にとっての生息場所は人為的環境改変が施工されているときでも，自然や季節的な環境要因による影響を被り，変化することが考えられる。環境改変が魚類の生息場所に与える影響を正確に評価するためには，その他の要因による影響を取り除く必要がある。本節では，環境改変が魚類の生息場所に与える影響そのものを評価するため，ある魚種にとっての生息場所の価値を考える。生息価値の数量的指標には魚類個体数を採用し，個体数が多い場所ほど生息価値が高いと仮定する。人為的環境改変として河川改修を取り上げ，改修状況が異なる生息価値について，*GLM* を利用した対数線形モデル型の解析を行う。

対数線形モデルは分散分析と類似する手法として利用されている。本モデルと分散分析との違いは，目的変数に数量的データではなく質的データを用いることである。具体的には，ある観測値に基づく度数あるいは頻度を比率に変換して解析する。最も単純な解析では，2 次元分割表を利用した独立性の検定がある（藤沢 1978，藤井 1983，脇本ら 1984）。対数線形モデルは 2 次元分割表を多次元分割表の解析に拡張したものである。

対数線形モデルはアンケート調査の解析（田中ら 1984）や医薬品の効果判定（田中ら 1993），水産資源解析学分野では *CPUE* の標準化（石塚 1991，Hilborn and Walters 1992，Large 1992，平松 1994b，1995b）などに利用されている。本モデルの適用範囲は多岐の研究分野に及んでいる。*CPUE* の標準化では，*CPUE* に含まれている資源量密度以外の要因による影響を取り除き，資源量だけの相対的な変動を抽出するために使われている（平松 1994b，1995b）。従来の解析と比較して，回帰分析（第 2 節）のような *GLM* の

使用による利点はないが，本モデルの解析はもっぱら *GLM* で行われている（石塚 1991，Hilborn and Walters 1992，Large 1992）。

資料と方法

資　料

中部地方のある河川の河川改修事業（河道整備）に関連する魚類調査データを用いた。本河川は流域面積 141.3 km^2，流路延長 23. 9 km であり，可児（1978）の分類に従えば Bb–Bc 移行型に属する。河川改修は，本河川の下流域で親水施設の建設に付随して行われた。調査では上流～下流に向けて河川改修が行われていない対照区（328 m），改修が既に終了している河川改修終了区（220 m），現在改修中の河川改修途中区（155 m）を隣接させて設定した。各調査区を完全に区分けするような人工構造物は設置されていない。魚類は，河川改修や自然（季節）的環境変化に応じて，自由に移動することができる。魚類採集は全調査区を対象として，1991～92年にかけて約 2 カ月間隔で合計 6 回行われた。採集用具には 18 節と 26 節の目合いの投網を利用し，それぞれの調査区と調査時期ともに打網回数（努力量）は一定とした。

調査結果を整理すると合計 16 種，4,476 個体が採集され，個体数が最も多かった魚種はオイカワであった。オイカワは全個体数の約 75% を占め，すべての調査区と調査時期に出現した。オイカワは下流～中流域に生息し，日本の河川ではごく普通に見られる魚種である（宮地ら 1976，川那部・水野 1989，水野・御勢 1993）。本節では，オイカワが河川改修前のすべての調査区に一様に分布していたと仮定して，オイカワの個体数を生息価値指標として採用した。本調査結果に基づく調査区（3 区）別調査時期（6 時期）別の生息価値を Fig. 4–4（数値については Appendix table 1）に示す。

生息価値は調査区と調査時期によって大きく変動している（Fig. 4–4）。例えば，対照区の価値は調査時期を通じて全体的に高いが，1992年 1 月は調査区の中で最小となっている。一方，途中区は 1991年 11 月に全調査区の中で最大となるが，全般的に終了区の価値変動と類似する傾向を示している。調査区ごとに価値を結んだ実線が所々で交差することは，調査区と調査時期の交互作用による影響も含まれていることが考えられる（Fig. 4–4）。

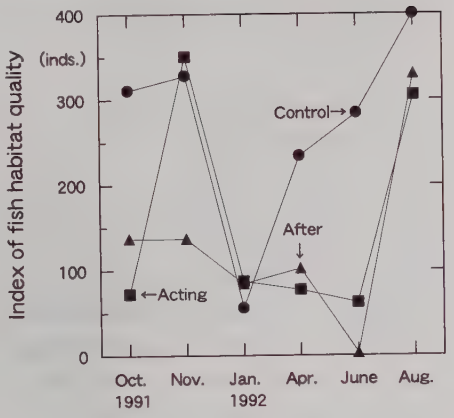


Fig. 4–4. Number of individuals of Japanese pale chub used as index of fish habitat quality for processes and periods of stream channelization.

方　法

自然や季節的環境要因に相当する調査時期の違いによる影響を取り除き，河川改修の程度が異なる調査区だけの生息価値について，*GLM* による対数線形モデルを適用して評価する。生息価値（Fig. 4–4）は，調査区と調査時期の 2 要因および調査区×調査時期の交互作用に独立に依存すると考える。対数線形モデル型の *GLM* は，

$$U_{ij} = U_{11} \times \alpha_i \times \beta_j \times (\alpha\beta)_{ij} \times \exp \varepsilon_{ij} \quad (4 \cdot 9)$$

となり，U_{ij} は調査区 i ($i = 1, 2, 3$)，調査時期 j ($j = 1, \cdots, 6$) の生息価値，U_{11} は基準とする調査区 1，調査時期 1 の価値である。α_i は調査区 1 に対する調査区 i の相対値（要因効果），β_j は調査時期 1 に対する調査時期 j の相対値，$(\alpha\beta)_{ij}$ は調査区 1 × 調査時期 1 の交互作用に対する調査区 i × 調査時期 j の交互作用の相対値である。ε_{ij} は誤差であり，平均 0，分散 σ^2 の正規分布 $N(0, \sigma^2)$ に従う。

さらに，4・9 式の両辺の自然対数をとると，

$$\ln U_{ij} = \ln U_{11} + \ln \alpha_i + \ln \beta_j + \ln (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (4 \cdot 10)$$

となり，線形モデルが得られる。$\ln U_{11}$，$\ln \alpha_i$，$\ln \beta_j$，$\ln (\alpha\beta)_{ij}$ が推定すべきパラメータであり，

$$\ln \alpha_1 = \ln \beta_1 = \ln (\alpha\beta)_{11} = 0 \quad (4 \cdot 11)$$

の端点制約条件が課される。繰り返し重み付き最小2乗法により要因効果と交互作用の最尤推定値を算出し，各々の統計学的有意性を Table 4–4 に示した。Appendix table 2 には自然対数を元に戻した推定値と標準誤差を表示した。

結　　果

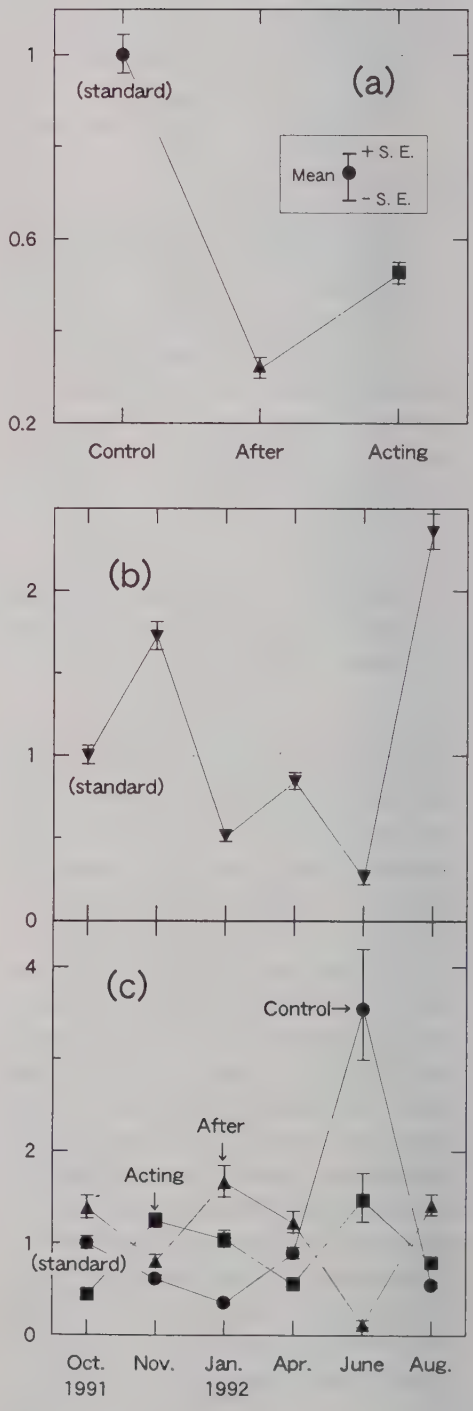
調査区と調査時期の要因効果および交互作用は統計学的に有意であった（Table 4–4）。Fig. 4-5 には Appendix table 2 に基づく相対的な生息価値（調査区については対照区，調査時期については 10 月，調査区 × 調査時期の交互作用については対照区 × 10 月の生息価値を基準 ＝ 1 とする）とその標準誤差を示す。

調査区の要因効果（Fig. 4–5a）では河川改修終了区の生息価値が最小となり，対照区の 1／3 程度にすぎない。途中区のものは現在のところ約半分に留まっている。河川改修という環境改変は魚類の生息場所に大きな影響を与えている。調査時期の要因効果（Fig. 4–5b）は季節的に変動する。1991年10月（基準）と比較して，特に 1992 年 8 月の生息価値が大きく，冬～春に相当する 1992年 1～6月の価値は基準を下回っている。調査区間と調査時期間の交互作用（Fig. 4–5c）は複

Table 4–4. Result of analysis for index of fish habitat quality from log-linear models type *GLM*

Factor	χ^2	Degree of freedom	Significant probablity
Process	232.57	2	0.00**
Period	724.05	5	0.00**
Process×period	332.01	10	0.00**

**, significant at 1% level.



雑であり，統一的な解釈を与えにくい。対照区の1992年6月の生息価値が大きく，終了区では極めて小さかった。

第4節　人工構造物の評価

考え方

沿岸や河川における人工構造物（堰やコンクリートブロックなど）が魚類の生息や行動を阻害することはよく知られている。特に，通し回遊魚にとって，堰のような河川横断構造物は通行の大きな障害となる。稚魚の遡上が遮断され，本来の生息場での成長や再生産が不可能となり，やがて個体群そのものが維持できなくなる。魚道が付設されている堰は付設されていないものと比較して，ある程度の通行の阻害を緩和するが，その度合いは構造の違いによって大きく異なる。

人工構造物が魚類資源に及ぼす影響評価には，いくつかの構造が異なるものを対象として，実験的に検討することが可能である。評価手法には実験計画法に基づく分散分析が通常利用されている。構造的特性の差異が1つの場合は1元配置の分散分析，2つの場合は2元配置の分散分析を利用できる。一般に2元配置を超える分析では，実験の繰り返し数を一定にしなくてはならないため，調査の失敗などによる欠測値の存在は分析を不可能にさせてしまう。

GLM を分散分析に利用すると繰り返し数が異なっても解析でき，さらに多変量を同時に取り扱った分析にも対処できるようになる。野外における調査では，現場の状況に左右され，データが得られないことなど少なくない。*GLM* による分散分析はデータが欠測しても解析可能なことから，実用的にも優れた側面をもっている。本節では *GLM* を繰り返し数が不揃いの2元配置の分散分析に適用する。アユの遡上を妨げる堰の構造の差異による影響評価として，仮設的データを用いた解析を行う。

Fig. 4–5. Relative index of fish habitat quality to control (a), October 1991 (b) and control in October 1991 as standard (= 1).

資料と方法

資　料

仮設的データには次の状況を考えた。天然アユが毎年遡上し，河川の地形的形態が類似する4つの河川があるとする。各々の河川には河口から数 km 上流に農業取水用の堰が1基ある。各堰は構造の違いによって，落差（水面からの高さ）の大きい・小さい（高い・低い）と魚道の無し・有りを基準に区分できる。同一の構造をもつ堰は存在しない。堰の構造の違いがアユの遡上に与える影響を評価するため，次のような実験的仮想調査を行った。

実験は堰の下流でアユを放流し，その後堰の上流で一定期間の再捕をする。各々の堰で実験に用いる個体はすべて遡上する性向をもち，体長や体重などの個体差も少ない。放流アユと天然アユを容易に識別できるよう考慮し，各河川の流量やその変動も類似していたとする。採集方法や用具などを統一し，採集時の水温や天候などの自然的環境要因による影響も無視できるとする。堰間における再捕個体数の差は，堰の構造の差異によるものと考える。

実験的調査は当初，すべての堰で年1回，3カ年間継続して繰り返す予定であった。ところが2つの堰に関しては，諸事情により実験ができない年があった。遡上率として‘上流での再捕個体数 ÷ 放流個体数’を定義し，4つの堰に関する遡上率の実験結果（平均 ± 標準誤差）を構造的特徴を基準に Fig. 4–6（データについては Appendix table 3）に示す。

遡上率は，落差が小さく魚道の有る堰が最も高く，一方，落差が大きく魚道の無い堰が最も低かった。堰の構造的違いがアユの遡上率に影響を与えていることを示している（Fig. 4–6）。さらに落差と魚道は，アユの遡上率に互いに影響を与えている。遡上率を結んだ2本の実線が，平行ではなく頭打ちになっていることは，落差と魚道による交互作用の負の相乗効果が働き，遡上率には限界があることをあらわしている

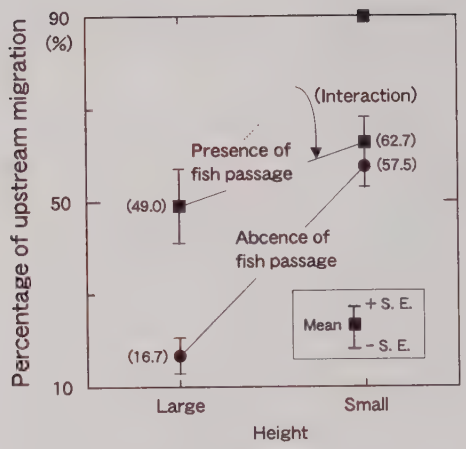


Fig. 4–6. Percentage (%) of upstream migration of ayu on four weirs with different structures.

(Fig. 4–6)。

方　法

繰り返し数が不揃いの2元配置の分散分析を利用して，堰の構造的違いがアユの遡上率に与える影響を客観的に評価する。要因として落差と魚道，交互作用として落差 × 魚道を採用する。落差は大きいと小さいの2水準からなり，魚道も無しと有りの2水準からなる。遡上率は，

$$\begin{cases} (15=)\ Y_1 = \mu + \alpha_1 + \beta_1 + (\alpha\beta)_{1,1} + \varepsilon_1 \\ (24=)\ Y_2 = \mu + \alpha_1 + \beta_1 + (\alpha\beta)_{1,1} + \varepsilon_2 \\ \qquad\vdots \\ (66=)\ Y_{10} = \mu + \alpha_2 + \beta_2 + (\alpha\beta)_{2,2} + \varepsilon_{10} \end{cases} \qquad (4\cdot 12)$$

のように線形モデルであらわされる。ここで，μ は全体の平均，α_1 と α_2 は落差の2水準（大きいと小さい）効果，β_1 と β_2 は魚道の2水準（無しと有り）効果である。$(\alpha\beta)_{1,1}$，$(\alpha\beta)_{1,2}$，$(\alpha\beta)_{2,1}$，$(\alpha\beta)_{2,2}$ は落差 × 魚道の交互作用，$\varepsilon_1, \cdots, \varepsilon_{10}$ は平均が0，分散が σ^2 の正規分布 $N(0, \sigma^2)$ に従う互いに独立な誤差を意味する。なお，4・12式を第1節の4・1式に対応させるには，μ，α_1 と α_2，β_1 と β_2，$(\alpha\beta)_{1,1}$，$(\alpha\beta)_{1,2}$，$(\alpha\beta)_{2,1}$，$(\alpha\beta)_{2,2}$ を $\theta_1, \cdots, \theta_9$ に書き直し，$x_1, \cdots, x_9$ の値として0と1（ダミー変数）を採用すれば同じ形式で表現できる。第1節の4・2〜5式を拡張させたものが，実際の解析で使用される。

結　果

GLM を利用して解析した分散分析表を Table 4–5，要因効果や交互作用の推定値を Table 4–6 に示す。落差と魚道の効果，落差×魚道の交互作用はすべて有意に認められた（Table 4–5）。落差の効果は小さい場合と大きい場合で遡上率が27.2ポイント（$\alpha_2 - \alpha_1$）異なり，魚道の効果は有りと無しで18.8ポイント（$\beta_2 - \beta_1$）異なる（Table 4–6）。落差の効果の方が魚道よりも8.4（＝27.2 − 18.8）ポイント大きいことを示している。落差×魚道の交互作用により，落差が小さく魚道が有っても，落差が大きい場合と比較して，13.7ポイント（$\alpha_2 + \beta_2 + (\alpha\beta)_{2,2} - \alpha_1 - \beta_2 - (\alpha\beta)_{1,2}$）しか遡上率は増加しない。Fig. 4–6 に示した平均との差（13.7 = 62.7 − 49.0）に一致する。以上から，各堰の構造的特徴はアユの遡上に影響を及ぼし，落差が大きく魚道が設置

Table 4–5. Result of analysis for percentage of upstream migration of ayu from two-factor analysis of variance with unbalanced replication type *GLM*

Factor	Sum of squares	Degree of freedom	Mean square	F_0
Height	1782.15	1	1782.15	24.53**
Fish passage	843.75	1	843.75	11.62*
Height×fish passage	442.82	1	442.82	6.10*
Residual	435.83	6	72.64	
Total	4124.90	9		

**, significant at 1% level; *, significant at 5% level.

Table 4–6. Factor estimates of effects on upstream migration of ayu from two-factor analysis of variance with unbalanced replication type *GLM*

Factor	Level	Estimate (S.E.)
Height (α)	Large (α_1)	–13.63 (2.75)
	Small (α_2)	13.63 (2.75)
Fish Passage (β)	Absence (β_1)	–9.38 (2.75)
	Presence (β_2)	9.38 (2.75)
Height×fish passage [($\alpha\beta$)]	Large×absence [$(\alpha\beta)_{1,1}$]	–6.79 (2.75)
	Large×presence [$(\alpha\beta)_{1,2}$]	6.79 (2.75)
	Small×absence [$(\alpha\beta)_{2,1}$]	–6.79 (2.75)
	Small×presence [$(\alpha\beta)_{2,2}$]	6.79 (2.75)
Total mean (μ)		46.46 (2.75)

α_1 and α_2, β_1 and β_2, $(\alpha\beta)_{1,1}$, ⋯, $(\alpha\beta)_{2,2}$ and μ correspond to parameters of equation (4・12) in text.

されていない堰は，アユの遡上を大きく妨げている。今後，堰を改築するのであれば，魚道を設置するよりも落差を小さくした方が遡上率を高めることができるといえよう。

第5節　考　　察

都市化要因の評価（第2節）では，重回帰分析や数量化Ⅰ類などの従来の回帰型の解析手法よりも *GLM* の方が有効であることを示した。*AIC* に基づく3つの手法の比較では，*GLM* の *AIC* が多くの魚類指標で低くなった（Fig. 4–3）。一般に *AIC* の差は，1～2程度以上なら統計学的に有意となることが知られている（坂元ら 1983，鈴木 1995）。*AIC* の差が2.3～14.1であるオイカワ，4魚種合計，*IBI* に関する *GLM* は従来の手法よりも有効であったと考えられる。一方，ウグイ，コイ・フナ類，アユに関する結果は，*GLM* を利用しても従来の手法と類似した（Fig. 4–3）。ただし *GLM* では，従来の手法よりも多くの要因との関係が模索されており，従来の手法による結果とは単純に比較できない。3つの魚類指標については，解析対象以外の新たな環境要因を用いた分析，さらに解析全体にも関連することとして，線形回帰だけでは表現できない影響のあらわれ方（例えば，臨界値をもつような影響の仕方）にも注意を払う必要がある。

都市化要因の評価では，各々の魚類指標のモデルにおいて水質状況の要因（例えば，⑤BOD，⑥下水臭気など）が多く採択された（Table 4-3）。土地利用状況などと比較して，水質は魚類の生息に直接的に関与する要因である。解析対象の河川に限定すると魚類生息量を増加させるには，BOD の減少や下水臭気の除去などの水質改善を第一の課題として取り組むことが望まれる。一方，魚類指標別のモデルでは，*IBI* において採択された下水臭気で見せかけの効果が認められた。得られたモデルに関しては詳細な吟味を加えなくてはならない。オイカワでは，護岸に左右されないという結果が得られた（Table 4.3）。一般に，護岸を整備すると河川空間は単調になり，多くの魚類にとって好ましくないことが考えられる。ただし，オイカワは生息空間が単調になっても，大きく影響されないことが生態学的研究によって明らかにされている（川那部 1969，水野・御勢 1993）。オイカワのモデルは生態学的特徴にも一致し，*GLM* を回帰分析に利用したことが有効であることを支持している。

都市化要因の評価において，さらに人為的環境改変に関連する質的要因を挙げるとすれば，人工構造物の材質（石・コンクリートなど），形状（直線・曲線・階段など），色彩（黒・灰色・白など）などが考えられる。第2節の解析では護岸を数量的要因として取り扱っているが，護

岸という人工構造物は数量的にも質的にも表現可能である。

柵瀬ら（1993）と柵瀬・白川（1995）*は都市河口域に生息するクロベンケイガニの生息量と護岸形態との関係を調査した。護岸の色彩や凹凸，材質などの質的要因をはじめとし，護岸の表面温度や湿度などの数量的要因も調べている。ただし，解析では各要因の測定値を評点（0・1・2）に換算して，その評点を合計した総合的評価の段階に留まっており，各要因間の定量的評価までには及んでいない。柵瀬ら（1993）と柵瀬・白川（1995）*は具体的な護岸の改善点まで提唱しているが，*GLM* を利用すれば各々の要因についての詳細な結果とそれに基づく新たな展望が考察できる。護岸の改善点に関しても定量的結果を基に検討ができ，*GLM* による解析の進展が望まれる。

都市化要因の評価のように，河川魚類の生息場所の環境要因を評価した最近の研究事例としては，Hayes and Jowett（1994），井上・中野（1994），豊島ら（1996）などが挙げられる。両者の研究では，水深や流速などの数量的要因を用いた多変量解析が利用されている。数量的・質的要因を同時に使用した解析事例は現在のところ見受けられない。*GLM* の回帰分析型の利用は今後の解析手法として大きな期待がもたれる。様々な要因を取り扱えることから現場を注意深く観察し，できるだけ多くの記録を残すよう留意し，さらに精度の高い定量的データが入手できるような調査計画を立てるべきである。

河川改修の評価（第3節）では，改修以外の要因効果や交互作用がもたらした生息価値の変動（Fig. 4–5）について，次のような考察を加えることができる。調査時期の効果では1992年8月の価値が大きかった。価値指標に用いたオイカワは，5～8 月にかけて産卵する（宮地ら 1976，川那部・水野 1989）。新たにふ化したオイカワの当歳魚が成長し，採集に加入したことが8月の価値を高めたものと推測できる。

調査区×調査時期の交互作用では，対照区と河川改修終了区間の1992年6月の差が大きかった。生息価値（Fig. 4–4）を確認すると，終了区の6月の価値は極めて小さい。すべての調査区の全時期をみわたしても，終了区の6月のような小さな数値は得られていない。終了区の6月の価値は，恐らく調査そのものに問題（例えば，打網場所が適当でなかったなど）があったと推察される。なお，異常値データと思われる終了区の6月の価値を除いた解析では，これまでの結果と大きな差異は認められなかった。

河川改修の評価では調査区や調査時期だけではなく，さらに採集用具別にデータが整理されると，相対的な採集効率（漁具能率）も検討できる。構築するモデルとしては調査区，調査時期，採集用具が要因となり，各要因の交互作用も含めることが可能である。*CPUE* の標準化などでは，年，季節，海域，漁船型の4つの要因と各要因との交互作用からなるモデルが利用されている（Large 1992）。ただし，3要因以上の交互作用には，あまり意味のないことが経験的に知られていることから（田中・垂水 1986），Large（1992）のモデルでも交互作用は2要因までに留められている。対数線形モデルによる要因効果の摘出は，*CPUE* の標準化に留まらず生物資源の変動機構の解明にも適用可能である。

人工構造物の評価（第4節）では，仮設的データを用いて解析を行った。実際，野外における実験は室内実験のように理想的には進まない。多くの把握できない要因が働き，結果が一人歩きする可能性もある（中村 1995）。本節の解析例に関しても，例えば増水によって水面が上昇すれば，堰の落差の効果はアユの遡上率に影響を与えないかもしれない。万全な実験計画を立てることが望まれるが，実験が失敗した場合の代替策も準備しておく必要がある。繰り返しのない2元配置の分散分析は，ある程度実験が失敗しても目的や方法を変更せずに，解析結果が得られる点で今後の利用が見込まれる。

GLM を統計学的な影響評価手法として確立するには，数多くの適用事例を積み重ねて行く必

*柵瀬信夫・白川みのり（1995）：クロベンケイガニと護岸形態の関係．平成7年度日本水産学会秋季大会講演要旨集．日本水産学会，15.

要がある。さらに，影響評価だけではなく，水産学の研究全般にわたって利用するには，初心者向けのやさしい統計学的な教科書を整備することが不可欠である。*GLM* は現在のところ，SAS（および S＋）や GLIM などのワークステーションクラスの統計ソフトパッケージで解析されることが多い。パーソナル・コンピュータ用のソフトウェアとしてはパソコン統計解析ハンドブック V（田中ら 1990）があるに過ぎない。パーソナル・コンピュータでも対処できるソフトウェアの開発も重要課題といえよう。

第 V 章　総　合　考　察

本章では，人為的環境改変の魚類資源への影響に関する数理学的評価手法の体系化を目的とし，*CIR 法*（第 II 章），*IBI*（第 III 章），*GLM*（第 IV 章）の特徴についていくつかの視点からまとめを行った。各章の関連性について検討し（第 1 節），人為的環境改変による影響評価のための調査計画を提言した（第 2 節）。水産資源解析手法の導入（第 3 節）として，本研究では取り扱えなかったその他の評価手法を考察し，評価手法の今後の方向性を展望した。影響の予測評価手法についても考察を加え（第 4 節），最後に，本研究の手法による沿岸生物資源の評価が急務であることを強調した。

第 1 節　各 章 の 関 連

位置づけ

本研究で適用した評価手法に関する全体的な位置づけについて考察する。各手法の目的は，第 II 章の *CIR 法*では人為的環境改変が 2 魚種に与える相対的な耐性（影響）評価，第 III 章の *IBI* では環境改変が魚類群集に与える影響評価となっている。両手法ともに評価の対象は魚類資源であり，*CIR 法*では 2 魚種，*IBI* では群集という点に違いがある。一方，第 IV 章の *GLM* では，環境改変に関連する魚類資源の変動と環境要因との関係の評価が目的であり（第 IV 章 2 節），*CIR 法*や *IBI* とは異なることが理解される。ただし，環境改変の魚類資源への直接的影響評価（第 IV 章 3 節），魚類の通行に及ぼす影響評価（第 IV 章 4 節）では，1 魚種の魚類資源が評価対象であることから，*CIR 法*や *IBI* と関連していることが把握される。上記のことを踏まえて Fig. 5–1 に本研究の評価手法を位置づけると，*CIR 法*と *IBI* は魚類資源への影響を評価する第 1 ステップの手法である。*GLM* は第 1 ステップとともに，魚類資源と環境との関連性を評価する第 2 ステップの手法となる。さらに，第 2 ステップの定量的な関係の評価が蓄積されると，新たに第 3 ステップの手法として，環境変化に基づいて魚類資源の変動を予測するような影響の予測手法へと結び付く。第 3 ステップの影響予測手法については，第 4 節で考察する。

有効性

本研究の評価手法の目的に関連して，各手法の有効性について考察を重ねる。*CIR 法*では，環境改変に関連する魚類資源の変動が 2 魚種ともに減少あるいは増加するという，大きな前提（Fig. 2–2）が必要である。不等採集確率の推定に関してもいくつかの条件を克服する必要があり，*CIR 法*を利用するには，どのような状況に適用できるのかを把握しなくてはならない。ただし，利用条件を満たしてしまえば，評価を得る過程が簡単なことから，*CIR 法*は影響評価の手法として有効となる。*IBI* では，様々な魚類についての生物学的・生態学的特徴を理解し，各々の評価項目（Table 3–5）の評点（5・3・1）付けに工夫がいる。*CIR 法*と同様に評価を簡便に得ることができ，評価項目の内容もそれぞれ自由に設定できる。*IBI* は広く応用できる影響評価手法である。*GLM* では，従来の統計学的手法を統一的に取り扱うことができ（Table 4–1），従来の手法では対処できなかった解析評価も可能である。*GLM* についても適用範囲は広く，有用な評価手法となり得る。本研究の評価手法はそれぞれ単独に利用できるとともに，例えば，第 IV 章 2 節の都市化要因の評価のように，*IBI* を *GLM* に取り込むことも可能である。各々の評価手法を互いに補い利用すると，手法の有効性をより一層高めることができる。さらに，本研究では

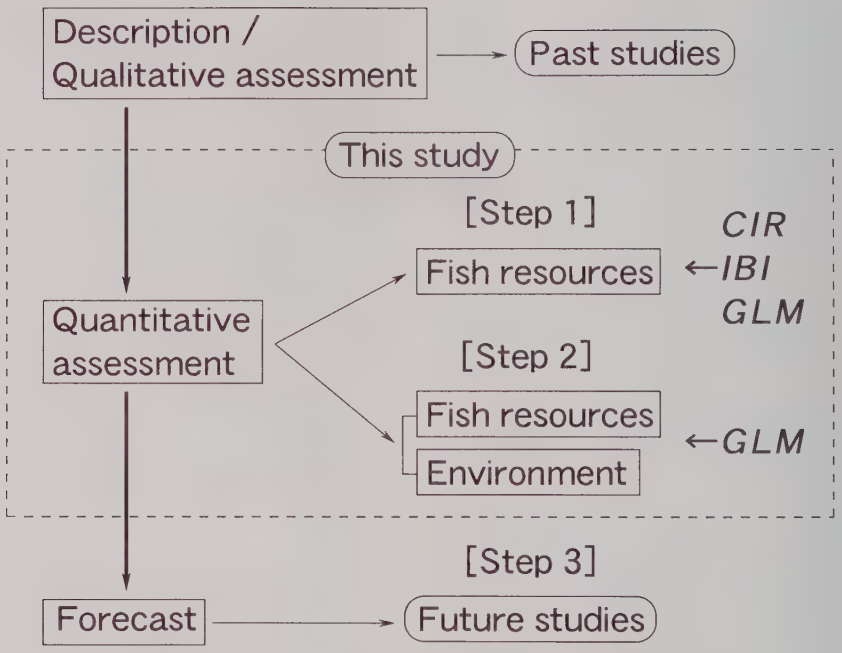


Fig. 5–1. Role of quantitative assessment methods in this study.

Table 5–1. Attributes of analysis data for applications in this study

Data	Application
Temporal axis	Weir construction (from *CIR* in chapter 2.3)
	Stream channelization (from *GLM* in chapter 4.3)
Spatial axis	Stream fish community (from *IBI* in chapter 3.2)
	Urbanization factors (from *GLM* in chapter 4.2)
	Artificial structures (from *GLM* in chapter 4.4)

考慮できなかったいくつかの影響評価の問題点（自然死亡による影響など）については，第3節で取り上げるような水産資源解析学の一般的手法を導入して，対処することも可能である。

データによる関連

本研究で影響評価に用いたデータは，時間データと空間データに大別される。時間データとは同一場所の時間的変化，空間データとは同一時間の場所的変化を記録したものである。各データはそれぞれ，時間あるいは空間を横軸として図示することができる。時間データと空間データに基づいて，各章の解析例を Table 5–1 に振り分けた。時間データの評価としては，*CIR* 法を利用した堰の建設評価（第Ⅱ章3節）が取り上げられ，データには2ないし3時期の2魚種に関する比率が取り扱われている。*GLM* による河川改修の評価（第Ⅳ章3節）についても，1年間の2カ月ごとの魚類個体数が使用され，時間データの解析に相当する。空間データの評価としては，*IBI* を適用した関東地方の淡水魚類の評価（第Ⅲ章2節）が対応し，7つの河川についての魚種別個体数が利用された。同様に，*GLM* では，都市化要因の評価（第Ⅳ章2節）において東京都内の24河川の魚類指標および環境要因

の測定値，人工構造物の評価（第Ⅳ章 4 節）においては 4 つの堰の比率が解析データとなっている。以上をまとめると，*CIR* 法では時間データの解析ができ，空間データを解析するには手法の原理からして不可能である。*IBI* では空間データが解析例となっているが，考え方を工夫すれば時間データも解析できる。*GLM* は空間と時間の両データの評価手法として位置づけられる。本研究の評価手法では，時間データはすべての手法で解析でき，空間データは *CIR* 法のみ解析できないという関係がある。

第 2 節　調査計画の提言

本研究では基本的に，解析データは現場の状況を的確に反映していることを仮定してきた。実際，人為的環境改変による影響評価を行う場合，いかに精度が高く定量的データを入手するかは大変重要な課題である。特に，*CIR* 法や *GLM* などの統計学的要素を含む評価手法の利用には，データ数が豊富なほど条件として望ましい。どんなに画期的な評価手法を考案しても，データが曖昧であれば何の意味もなさない。さらに，手法そのものの評価に関してもデータは重要である。影響評価の多くのデータは現場調査で得られることから，調査を行う前段階として，調査計画を十分に検討する必要がある。過酷な自然条件を克服し，少ない努力量や必要最低限の費用によって，データが得られる調査計画を立てなくてはならない。調査計画の不備により，解析に適用できないデータや意味のない解析結果などは，極力避けたいものである。

調査計画の立て方はサンプリング理論に深く関連している。第Ⅱ章で取り扱った層別ランダムサンプリングもその一部であり，本サンプリングの利用により単純ランダムサンプリングよりも平均の精度を高めることができた（第Ⅱ章 3 節）。調査計画に関しての統計学的教科書として，藤沢（1978），久野（1986），岸野（1988），鈴木・高橋（1991）などが取り上げられ，なかでも，鈴木・高橋（1991）は調査計画の理論と実際について詳細な解説を加えている。水産資源解析学分野では，畑中（1983）と川原・魚住（1983）が北西大西洋における漁業資源調査に関する手引きを翻訳した。本手引きには，調査計画に関するきめ細かな内容が盛り込まれている。本節では，これまで多岐の研究分野にわたり適用されている一般的な調査計画方法に鑑みて，環境改変の影響評価を行うための調査計画を検討する。

計画の概略

調査計画の立て方は，人為的環境改変の種類や方法，改変場所や影響評価の対象種などによって多様である。一律な計画の立て方は無意味であり，基本的概要を取りまとめておくことが望まれる。適宜修正が加えられ，さらにフィードバックが可能な柔軟なシステムが好ましい。調査計画の概略を下記に示す。

目的の設定：目的は調査計画の中で最も重要であり，目的をどう設定するのかが大きな問題となる。できるだけ具体的でわかりやすいものを設定することが望ましい。

対象種の設定：調査目的に応じて調査の対象魚種をはっきりさせる。人為的環境改変による影響評価の場合では，漁業種，遊漁種，希少種などを規定することが必要である。対象種の生物学的・生態的特徴を把握することも不可欠であり，教科書や参考書などから得られる一般的知見，過去の研究事例，現場での観察による情報も大いに参考になる。さらに，種と同様に評価対象となる時空間範囲の設定も必要である。

評価手法の設定：統計学的な評価手法をはじめとし，これまでにも多くの手法が提案されている。簡便かつ容易に取り扱える手法を採択することが望ましい。数理学的に高度な手法は原理を理解するまでに時間がかかり，実際の調査データに適用することが困難な場合も生じる。

調査方法の設定：対象種の生物学的・生態学的特徴に応じて妥当な採集方法（用具など）を選択する。評価手法に合わせたデータ入手の手順と内容，期待される結果なども検討しなくてはならない。さらに，現場の状況を把握するための予備調査も重要である。必要なデータが入手

できなかった場合の対処案，データ精度や調査規模（人力や予算など）についても考慮する必要がある。調査時期や出現頻度など，特に季節的変化を十分にカバーすることが肝要である。

現場調査

採集用具

定量的データを得るために，欧米諸国では河川魚類の採集用具として，主に電気ショッカーが多用されている（Steedman 1988, Bayley *et al.* 1989, Riley and Fausch 1992, Angermeire and Smogor 1995, Peterson and Rabeni 1995, Dwyer and Erdahl 1995 など）。得られたデータの定量性評価により，電気ショッカーは採集用具として優れていることが報告されている（Bayley *et al.* 1989）。ある程度完全に，生息している全魚類を採集できることから，第Ⅱ章における不等採集確率も考慮する必要はない。生物学的・生態学的・生理学的観点からみた，電気ショッカーの電圧が魚類に与える影響も研究されている（Dwyer and Erdahl 1995）。

日本では，電気ショッカーの一般的使用が禁止されているため，投網による採集がほとんどである。打網回数と採集種数との関係，網目やその他の用具（タモ網，定置網など）との採集効率の比較が，いくつかの研究事例で検討されている（水野 1965，水産庁 1993）。使用している投網を 20 回以上打網すると，確認可能な魚類をおおよそ把握することができる（水野 1965）。さらに，投網だけではなくタモ網も併用して調査すると，その場所の生息魚種をほとんど確認することができる（原ら 1994）。定量評価が可能な採集方法の開発が大きく期待される。

サンプリング方法

調査場所の状況（地形的形態など）が一様とみなせる場合は単純ランダムサンプリングを行い，一様とみなせない場合は，調査場所の形態（河床型など）を基準に層別ランダムサンプリングを採用することができる。層別ランダムサンプリングでは，単純ランダムサンプリングよりも推定値の精度を高めることができる（第Ⅱ章）。各々の層に属する場所が多数に存在する場合は，さらに層ごとに調査場所を抽出する層別 2 段（多段）サンプリングへと拡張することができる。

サンプリング範囲が広大なとき，トランセクトを設定して等間隔にサンプリングすることが望まれる。地形的形態などが偏らないようトランセクトを設定する必要があり，Petitgas（1993）や Simonson *et al.*（1995）などで具体的に検討されている。特に，Simonson *et al.*（1995）によるトランセクトの設定方法は日本の河川調査でも適用可能と思われる。具体的には，トランセクトを等間隔に設定し，調査区間全体が距離的に長い場合は 2 つおき，短い場合は 3 つおきに調査する。各々のトランセクトの流速，水深，底質などのパラメータを統計学的に処理して，トランセクトの間隔基準を設定している。

調査努力量の最適化の一つとして，調査時期の特定化が Peterson and Rabeni（1995）によってアメリカのテキサス州の河川で検討されている。採集個体数のばらつきを精査し，6～8 月は 9～10 月の調査結果をほぼ反映させられると結論している。日本では，調査定点や調査時期を設定するための確定的方法が存在していないことから，Simonson *et al.*（1995）や Peterson and Rabeni（1995）の方法を試験的に運用し吟味する必要がある。

第 3 節　水産資源解析手法の導入

人為的環境改変の魚類資源への影響評価については，本研究の評価手法やこれまでに考察したものを用いても，いくつかの対処できない問題や課題が残されている。水産資源解析学分野において，一般に適用されている下記の手法を利用して，ある程度の課題を克服できることが期待される。

一般的手法

水産資源解析学は個体群生態学に基礎をおく。水産資源の評価や管理を目標として，漁業や生物学などに関連するあらゆる情報（漁獲量や

漁船隻数，年齢組成や体長組成など）を巧みに利用した応用的分野である。水産資源解析学では魚類資源の変動が，主として自然死亡と漁獲によって引き起こされていることを仮定している。自然死亡による影響は人間の力では制御できないが，漁業による影響は人間の力で制御できる。自然死亡と漁獲による影響の分離が可能であり，漁業が資源に与える影響を数量的に見積もることができる。妥当な漁業調整を施せば，資源は永続的に更新する。自然死亡と漁獲による影響分離の一般的方法は，田中（1985）と能勢ら（1988）をはじめとする水産資源解析学の関連成書に詳説され，さらに，分散分析を利用して資源管理にまで結び付けた Walters *et al.*（1988）による方法もある。

人為的環境改変による影響評価においても，自然死亡と環境改変による影響の分離は検討すべき大きな課題である。本研究では人為的環境改変による影響だけを想定し，自然死亡による影響は直接考慮しなかった。従って，自然死亡と漁獲のうち，漁獲に相当する部分を環境改変に置き換えれば，水産資源解析学の一般的な分離手法を利用することができる。具体的に図示すると，Fig. 5–2a は自然死亡と漁獲による影響の分離の方法である（Widrig 1954）。自然死亡と漁獲を合わせた全減少係数 Z（縦軸）を漁獲努力量 f（横軸）の変化に対応させて，自然死亡と漁獲死亡を分別できる。縦軸の切片が自然死亡係数 M となり，傾き q は漁具能率に相当する。一方，Fig. 5–2b は自然死亡と人為的環境改変による影響の分離を示している。自然死亡と環境改変による全減少係数 Z は，環境改変前後の生息量から推定できる。横軸の環境改変指数 f は，人為的に改変された環境を数量化したものである。具体的には，第Ⅳ章 2 節の数量的環境要因などが対応し，その他にも総合的環境指数，複数の要因による数量的指数なども考えられる。環境の数量化については下記にて考察する。Fig. 5–2a と同様に，縦軸の切片が自然死亡係数 M となり，自然死亡と人為的環境改変による影響が分離されることになる。傾き q は環境改変の種類をあらわす固有の係数である。

以上のように，水産資源解析学の考え方や手法には，人為的環境改変による影響評価に利用できるものが存在する。その他にも，魚類の再生産関係に与える影響を評価するには，近年注目されている再生産を重要視した資源評価（Jacobson and MacCall 1995）や資源管理（Deriso 1987, Clark 1991, Mace and Sissenwine 1993, Mace 1994, Myers *et al.* 1994，松宮 1996a, b，和田ら 1996）も応用でき，人為的環境改変が環境収容力や漁場環境容量（平野 1992）を減少させるという視点から，個体群動態モデルによる解析も可能である。現在，水産資源解析学分野においても環境変動を取り込む姿勢がみられ，環境改変と資源管理とのつながりを支持する概念も提唱されている（和田・松宮 1994）。人為的環境改変による影響評価には，水産資源解析学からのアプローチが重要になる。

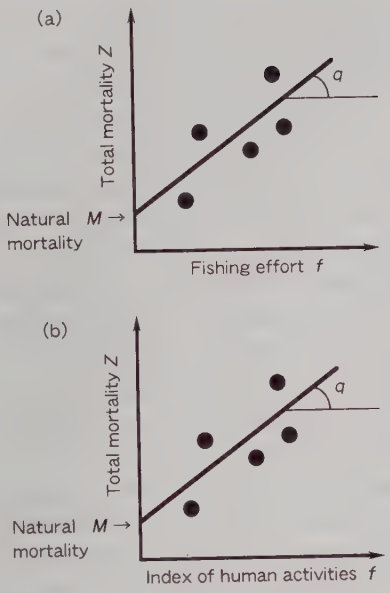


Fig. 5–2. Separation of effects of natural mortality and fishing (a) and natural mortality and human activities (b).

環境の数量化

本研究においては，人為的環境改変が魚類資源に与える影響について，直接個体数を取り扱

うのではなく，数量的指数によって評価する2つの手法を検討した。具体的には，第Ⅱ章の環境影響相対指数と第Ⅲ章の *IBI* が当てはまる。一方，改変した環境の数量的指標については，測定した数値をそのまま利用できる一部の環境要因しか取り扱わなかった。環境要因を使用した解析では，*IBI* と土地利用の関係（第Ⅲ章2節）および都市化要因の評価（第Ⅳ章2節）において魚類資源に影響を及ぼす環境要因を模索した。魚類資源と同様に，環境の数量化も検討すると，上述の影響の分離手法（Fig. 5–2）などの利用ができ，影響評価の研究も発展する。

環境の数量化に関しても，*IBI* の考え方は一つの参考となり得る。本研究で取り扱った *IBI* による評価は，いわば魚類を指標とした生物生息環境の数量化に相当する。魚類以外の生物群集も評価項目（Table 3–5）に加えれば，生態系全体の数量化へと結び付く。生物による評価ではなく物理的・化学的要因による環境の数量化にも応用できる。*IBI* と同様に，複数の環境要因を総合的に取り扱い，環境を数量化した具体的な研究事例には，三村ら（1993）と三村ら（1994）が取り上げられる。両者の研究においては，茨城県沿岸を対象として *IBI* のように各々の要因（項目）を同等に扱うのではなく，要因の重要度に応じて重み付けをするなどの工夫がみられる。

環境データの収集には，近年，環境モニタリングシステムとして様々な研究分野で適用されている *GIS*（*Geographic Information System*：地理情報システム）などを利用できる。*GIS* では，地理統計学に基づいて空間データの相関や分布（内挿）が解析され，多面的情報（地形や気候など）が統合的に供給される。水産資源解析学分野においても資源量推定に関する音響調査では，*GIS* の基幹である地理統計学が応用されている（Foote and Stefánsson 1993, Petitgas 1993）。*GIS* を利用すると，精度が高く詳細な環境情報を容易かつ迅速に入手できる。ただし，環境を数量化するときに，例えば構築した人工構造物の多様性，生物の自由な通行などの機能に関する数量的把握が困難なものも存在する。数量化の基本思想である数量化とは何か，何の目的にするものなのか，質とは何か，質を量的にとらえるにはいかなる考え方が必要であるのか（林 1974，松宮 1984，林 1993）などを忘れずに，適切な情報を採択し，創意工夫により妥当な数量的指数を構築することが肝要である。

時系列解析

本研究の評価においては空間データの解析が多く，時間データに関しては時間間隔数（データ数）が少ないもの，あるいは短期間のデータしか使用していない（Table 5–1）。時間間隔数が多く，長期間に及ぶデータを入手すると，現在までの時間的変化，複数回にわたる人為的環境改変による影響評価にも取り組むことが可能である。時系列解析という評価手法も適用できる。

時系列解析の概要について蓑谷・廣松（1988）などを参考にまとめる。本解析は Box and Jenkins（1976）によって確立された統計学的解析手法の一つである。時間を通して順次に得られた比較的長期間（時間間隔数の多い）のデータを対象とし，一連のデータ間の時間的関連性が評価される。一般に時系列解析の目的は，時系列（時間的）過程の記述，説明，予測，制御とされている。解析ではデータを傾向，季節，振動または周期，不規則の4つの変動に分解し，それぞれの変動の性質について定量的評価を行う。期待値に対して一定のばらつきをもつ定常的データには，*AR*（*AutoRegressive*：自己回帰）モデル，*MA*（*Moving Average*：移動平均）モデル，*ARMA*（*AutoRegressive Moving Average*：自己回帰移動平均）モデルが当てはめられ，非定常的データには，定常にするための階差（隣接した2つのデータとの差）を利用した *ARIMA*（*AutoRegressive Integrated Moving Average*：自己回帰和分移動平均）モデルが適用される。2種類以上のデータを同時に解析する伝達関数（多変量・多次元時系列）モデルもあり，1つの目的変数と複数の説明変数で構成される。伝達関数モデルの形状は重回帰モデルと類似するが，誤差項に関してより豊かな構造を許容する点で異なっている。時系列解析の手続きは蓑谷・廣松（1988）で解説され，統計学的理論を踏まえた教科書としては，赤池・中川（1972），廣松・浪花

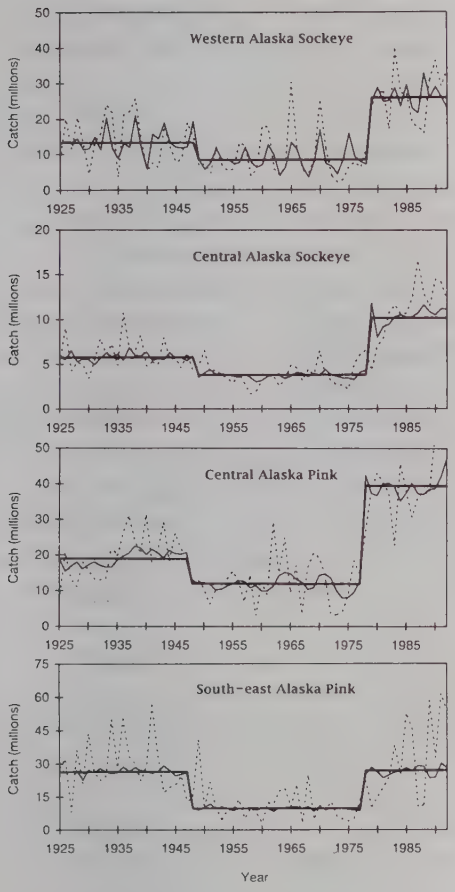


Fig. 5–3. Time history (dashed lines), intervention model fits (thin solid lines), and estimated interventions (thick solid lines) for salmon time series (from Francis and Hare 1994).

(1990), 北川 (1993) などがある。

時系列解析は水産資源解析学分野においても，漁海況変動の説明や予測などを目的に利用されている (Mendelssohn 1981, Saila *et al.* 1982, Jensen 1985, Quinn II and Marshall 1989, Stergiou 1989, 1990, 1991, 大西 1993, Francis and Hare 1994, Hare and Francis 1995, Ohnishi *et al.* 1995)。特に，Francis and Hare (1994) と Hare and Francis (1995) による海洋の自然的環境変動と水産資源の生産量との関係の評価は，人為的環境改変による影響評価の考え方としても参考となる。Francis and Hare (1994) と Hare and Francis (1995) が解析した，アラスカにおける 1925～92年 (68年間) の年別サケ類漁獲量データを Fig. 5–3 に示す。

サケ類の漁獲量 (Fig. 5–3 の点線) には，1950年代半ばと 1970年代半ばにおいて気候変動に起因すると思われる急激な変動が認められ，干渉モデルという *ARIMA* モデルを拡張したものが当てはめられている (Fig. 5–3 の細実線)。干渉モデルは一般に，目的変数 (漁獲量) に影響を与える例外的な外生的事象 (気候変動) をあらわす場合に適用され，データ中の異常値を加工あるいは除去なしに道理的なモデルとして構築される (Box and Tiao 1975, 蓑谷・廣松 1988)。両者の論文では，1950～52年に負の方向，1976～79年に正の方向にシフトする干渉 (Fig. 5–3 の太実線) が含まれていると結論している。人為的環境改変による影響評価に関しても，長期間のデータにはいくつかの環境改変 (外生的事象) が含まれている場合がある。データを Fig. 5–3 のようにとりまとめ，環境改変を干渉として同様の解析が可能である。人為的環境改変による影響の正負の判定，定量的影響の大きさ，環境改変時期に対する魚類資源の反応のタイムラグなどを干渉モデルで同定できる。

第 4 節　予測評価手法

本研究においては，人為的環境改変が魚類資源に与える影響を数量的に評価する手法について検討してきた。今後，様々な環境改変が行われ，本研究で検討した評価手法や考察での数量的手法による影響評価の研究事例が期待される。様々な手法に基づく定量的評価により，手法の適用性などが吟味され，さらに影響の予測評価手法にも重要な基礎的知見が蓄積される。

これまでの人為的環境改変に関連する影響の予測評価手法としては，生態系モデル (中田 1983, 関根 1995, 水戸 1995)，構造モデル法 (平野・中田 1983, Nakata and Hirano 1988 a, b)，マトリックス・ネットワーク法 (大槻 1983)，物質循環モデル (蔵本・中田 1992)，生活史モデル法 (堀家ら 1992, 堀家 1995) などが漁業環境アセ

スメント分野で考案されている。各々の手法は主として，沿岸環境での環境改変にともなう漁場環境容量（平野 1992）あるいは漁場環境収容力などの変化を定量化し，予測することを目的としている。各手法の詳細については関連文献に委ねるが，魚類資源に影響を及ぼす環境要因の摘出と分析，さらに定量的な関数関係の構築が最重要とされている。実際は，手法を利用するためのデータが乏しく，定量的知見が得られていないのが現状であり，手法に関するいくつかの問題点も指摘されている（平松 1995 a）。影響評価の研究事例がまさに切望されている。

一方，河川環境を対象とする予測評価手法としては，*Instream Flow Incremental Methodology*（*IFIM*）という方法が近年注目されている。*IFIM* は現在，アメリカやカナダの河川で実際に利用され，研究事例に関しても多数発表されている（Orth and Maughan 1982, Conder and Annear 1987, Leonard and Orth 1988, Gan and McMahon 1990, Orth and Leonard 1990, Waite and Barnhart 1992, Beecher *et al.* 1993, Thomas and Bovee 1993, Bourgeois *et al.* 1996 など）。中村ら（1994）に準拠して *IFIM* の概要をとりまとめると，*IFIM* は水理（水文）学的・河川形態学的パラメータにより関数化された，魚類にとっての好適な生息場所（面積）と河川流量との定量的関係を予測評価する手法といえよう。河川改修やダム湖造成などに関連する流量変化を予測して，魚類の生息場所に及ぼす影響を事前に見積もることができる。計算手順については（Fig. 5–4），

①対象河道を多数の横断面で分割する（Fig. 5–4a）。

②与えられた流量に対して不等流計算を行い，各横断面での水位を予測する。

③各横断面を流速，水深，底質，カバー（日陰）の形成状況などの特性に応じて，（横断方向に）いくつかのセルに分割する。

④対象魚種，成長段階ごとに準備された流速，水深，底質などの河道指標の選好（適性）曲線（Fig. 5–4b）を用いて，次式によって各セルの F を求める。

$$F(v, d, s) = f(v) \times g(d) \times h(s).$$

ここで，$f(v)$ は流速と（魚類）生息量の選好曲線，$g(d)$ は水深と生息量の選好曲線，$h(s)$ は底質などの河道指標と生息量の選好曲線である。

⑤すべてのセルにおける F の総和 WUA（*Weighted Usable Area*：重み付き生息可能面積）を次式によって求める。

$$WUA = \Sigma \{F(v, d, s) \times a_i\}.$$

ここで，a_i は各セルの面積である。

⑥以上の手順について河川流量を変えて繰り返せば，WUA と流量の関係図が得られる。

⑦各魚種，成長段階ごとに得られる‘WUA－流量関係図（Fig. 5–4c）’を総合的に判断して，対象河川の流量変動にともなう魚類生息量の変化が予測される。

のように要約されている。*IFIM* においても選好曲線（Fig. 5–4b）の作成には定量化が避けられず，さらに人為的環境改変の種類や対象魚種によってどの環境要因を用いるかが課題である。

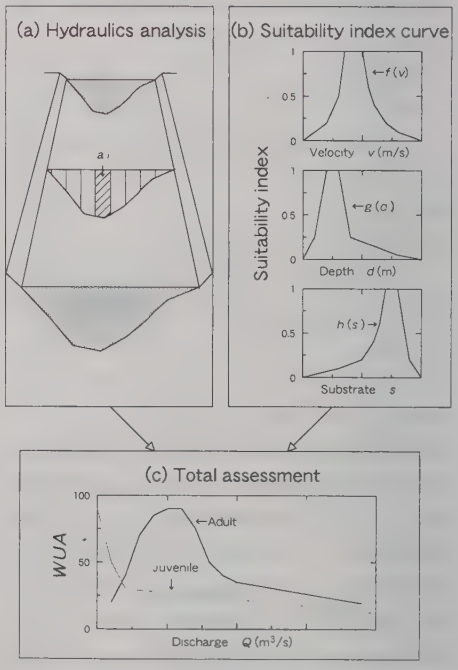


Fig. 5–4. Outline of *IFIM*, *Instream Flow Incremental Methodology* (modified from Nakamura 1994). See text for details of *IFIM*.

Fig. 5–4c の *WUA* を *IBI* などに代替したり，流量ではなくその他の数量化した環境改変指数なども取り扱うことが可能である。*IFIM* を完成させるにも影響評価の研究事例は不可欠である。

本研究の適用例や解析例は河川環境が主体であった。河川環境と同様に，沿岸環境も人為的環境改変が著しいところである。沿岸では，水産資源となる魚類が数多く生産されていることから，本研究の評価手法による沿岸生物資源の影響評価も急務の課題である。現在，人口の増加，人間活動の規模拡大，緑の減少，地球温暖化，オゾン層破壊など，人為的環境改変に関連する環境問題は地球規模にまで拡大しつつある（清水 1994）。影響評価に関しても地域的なものから広範囲な評価へと必要性が高まっている。様々な課題を克服し，影響評価の手法をより一層発展させなくてはならない。

第Ⅵ章　総　　括

沿岸や河川における人為的環境改変（埋立て・水質汚濁・河川改修・ダム湖造成など）は魚類資源をはじめとする生物の生息場所ひいては生態系全体にわたって大きな打撃を与える。近年，環境に対する人々の関心が高まり，より多くの生物が生存でき，かつ人間生活も潤うような環境開発技術の導入が切望されている。新たな開発技術の効果を評価するためにも，人為的環境改変の魚類資源への影響に関する数理学的評価手法の開発と確立は，社会的・学術的にも極めて強く要請されている。本研究では，魚類資源の管理を目標として，これまで主として定性的評価で留まっていた影響評価のあり方を，個体数変動を利用して数量的評価が得られる数理学的手法について検討と考察を行った。

第Ⅰ章　序　　論

人為的環境改変に関連する魚類資源への影響評価の必要性を述べ，水産分野での位置づけ，過去の研究事例の問題点，影響評価手法のあり方について論じた。本研究では，人為的環境改変に伴う魚類資源の変動を時間的あるいは空間的に捉えることにより，数量的評価が得られる手法について検討した。環境改変は生息している多くの魚類に影響を与えることから，特に，複数種の取り扱いができる数量的指数による評価手法を検討した。様々な環境要因との関連性を精査して，魚類資源への影響要因を摘出する統計学的手法についても模索した。

第Ⅱ章　Change-In-Ratio 法による 2 魚種の相対評価

2 魚種を取り扱った相対的な影響評価の手法として，個体数組成の時間的変化に基づく‘環境影響相対指数’を検討した。本指数は，野生動物全般の資源評価法の一つである *Change-In-Ratio* 法に基礎をおき，環境改変に対する 2 魚種の相対的耐性（生残率）や生息環境への指標値として，簡単に計算することができる。本手法による評価は 2 魚種を選定することからも，漁業や釣り対象種などの目的別の魚類管理に役立てることが可能である。X 種と Y 種を取り上げると，環境影響相対指数 S は $S = [(1 - p_1)\, p_2] / [p_1(1 - p_2)]$ で計算される。ここで，p_1 と p_2 は環境改変前と改変後における 2 魚種の合計個体数の X 種の割合（比率）である。p_1 と p_2 の差異が環境改変に起因すると仮定すれば，X 種は Y 種に比べて S 倍の環境改変への耐性力をもつことが推察できる。

河川での現場調査を想定して，p_1 と p_2 の標本値が 2 組以上得られた場合の環境影響相対指数および比率の平均と分散をサンプリング理論により導出した。堰の建設がオイカワとウグイに与える影響を仮設データに基づき評価した。河床形態に準拠した層別ランダム抽出と単純ランダム抽出による環境影響相対指数の平均と分散を比較した。抽出法の違いにより平均に差は生じなかったが，分散は層別ランダム抽出の方が小さくなり，平均の精度を向上させた。比率についても計算し，同様の結果を得ることができた。ブートストラップ法により環境影響相対指数の分散は，保守的なものとして利用できることを検証した。

2魚種の不等採集確率が環境影響相対指数に及ぼす影響を見積もった。人為的環境改変後の更なる等確率時の比率 p_3 と改変に伴う変動個体数を把握すれば，環境影響相対指数に影響を与える不等採集確率を簡単に推定できることを示した。計算例として，上記と類似の堰の建設評価を取り上げた。p_3 と仮定的な変動個体数を設定し，不等採集確率の推定値により環境影響相対指数や比率などを補正した。

第Ⅲ章　Index of Biotic Integrity による群集評価

魚類群集を取り扱った影響評価の手法として，群集構造の変化を総合的に評価する数量的指数を検討した。Karr（1981）と Karr and Dudley（1981）により提唱され，'人間活動が魚類群集に与える影響評価指数'として定義されている *Index of Biotic Integrity*（*IBI*）を応用した。本手法による評価は，生息魚類のすべてが評価対象となることから，魚類群集を利用した生態系管理へと結び付けることができる。*IBI* は種の豊富さ，量的多さ，種や個体数の組成，魚の健全性などの群集構造を評価する 12 項目で構成される。魚類データを利用して各項目の実測値を求め，その実測値が自然的状態の群集に近いものから順に 5・3・1 の評点を与える。*IBI* は評点付けした全項目の総和に相当し，高得点から順に *Excellent*, *Good*, *Fair*, *Poor*, *Very Poor*, *No Fish* の評価を与えることができる。*IBI* の得点が高いほど，群集は環境改変による影響が少ないことを意味する。

関東地方における7つの一級河川の下流域から中流域（河口から 40 km 上流）を対象に，各河川の *IBI* を算出し比較検討した。魚類データとして『河川水辺の国勢調査年鑑（1990・91年度）』を利用した。*IBI* の構成要素として6つの概念をもつ 10 項目を設定した。アメリカやカナダの *IBI* に準拠して，魚類の生物学的・生態学的特徴を参考に，日本の河川魚類群集にふさわしい次の項目を規定した：①在来魚種数，②遊泳魚種数，③底生（半底生）魚種数，④弱耐性種の有無，⑤強耐性種の個体数組成，⑥移入種の個体数組成，⑦魚類斃死事故の発生件数，⑧昆虫食性種の個体数組成，⑨植物食性種の出現率，⑩1 投網当たりの採集個体数である。全10項目の評点の総和（50 点満点）を *IBI* とし，各河川の *IBI* を評価すると，久慈川が 40 の *Good*，那珂川と富士川が 36 と 34 の *Fair*，江戸川と多摩川は 32 と 30 の *Fair*～*Poor*，中川と鶴見川は 20 の *Poor*～*Very Poor* となった。*IBI* の評価は地方の河川（久慈川，那珂川，富士川）で高く，都市の河川（江戸川，多摩川，鶴見川，中川）で低かった。

IBI と具体的な人為的環境改変との関連性を模索するため，河川流域内や河畔の土地利用の状況について検討した。土地利用の把握には地勢図と地形図を利用して，緑地（森林・畑・水田など）と都市（工場や住宅の建物密集地など）の面積を読み取り数値化した。*IBI* は河川流域の緑地面積の割合と正の相関関係（$r = 0.813$，$p < 0.05$）をもち，河畔における建物密集地の割合とは負の相関関係（$r = -0.735$）を示した。

第Ⅳ章　Generalized Linear Model による影響評価

魚類資源に影響を及ぼす人為的環境改変の影響要因の模索手法として，*Generalized Linear Model*（*GLM*：一般化線形モデル）を利用した。影響要因が同定されると，今後の環境改善や開発技術を向上させるための具体的な方向性が見出されることになる。*GLM* は Nelder and Wedderburn（1972）と McCullagh and Nelder（1989）により確立され，従来の線形正規モデルにおける正規分布の枠組みを緩和し，正規分布の仮定になじまない線形モデルに対しても，統一的に線形的推測が可能となるよう拡張したものである。

都市化要因として，宅地や工場建設，河川改修や護岸整備などのいわゆる都市開発に関連する数量的・質的な環境要因を取り上げて，河川の魚類群集や漁業対象種の生息場所に与える影響を空間的に評価した。東京都内を流れる 24 河川の 30 定点を解析対象とし，東京都の水生生物調査報告書（1985～93年）および地形図を資料と

した。定点ごとの資料期間の平均や代表値を使用して，回帰分析型の *GLM* による解析を行った。目的変数 *Y* には，群集に与える影響評価指数である第Ⅲ章の *IBI*，水産対象4魚種の魚種別と合計個体数をそれぞれ採用した。要因変数 *x* には，数量的要因として①建物密集地面積率(%)，②畑・果樹面積率，③森林面積率，④護岸率，⑤BOD，質的要因として⑥下水臭気，⑦透視度，⑧水の流れの有無を取り上げた。*GLM* の有効性を確認するため，①～⑤の要因を取り扱える従来の重回帰分析，⑥～⑧の要因が利用できる数量化Ⅰ類と比較検討した。

要因選択をさせながら，3つの手法の妥当性を *AIC* の大小により目的変数別に判定した。*AIC* はすべての目的変数で *GLM* のものが最小となり，従来の2手法よりも *GLM* が優れていることを明示した。*IBI*，オイカワ，4種合計のモデルでは，寄与率が比較的大きくなり（$R^2 = 0.488$～0.725），各モデルの要因を総合的に解釈すると⑤BODが高く，⑥下水臭気が有り，⑧水の流れが無い場所は生息環境として好ましくないという結果が得られた。

さらに，*GLM* は従来の統計学的手法を統一的に取り扱えることから，これまでの手法で可能な影響評価についても検討した。河川改修の評価例として，季節的な時間要因による影響を取り除き，河川改修が魚類生息場所に与える空間要因の直接的影響評価を取り上げた。中部地方のある河川における1991～92年の河川改修行程別時期別の魚類調査を資料とした。生息場所の数量的価値指標として優占種であるオイカワの個体数を代表させた。対数線形モデル型に *GLM* を応用した結果，河川改修途中区や終了区の生息場所としての価値は河川改修のない対照区の32～53%に過ぎなかった。

人工構造物として堰の構造特性を取り上げ，アユの遡上に与える空間的な影響評価を行った。落差（大・小）と魚道（無・有）の構造特性がすべて異なる4つの堰を想定し，アユ稚魚の放流と再捕による実験的調査の回数が各堰で異なる仮設データを解析した。*GLM* を利用すると繰り返しが不揃いでも2元配置の分散分析が可能となり，落差が大きく魚道の無い堰は，アユの遡上を大きく妨げることを例証できた。

第Ⅴ章　総　合　考　察

各手法との関連性をとりまとめ，影響評価を行うための調査計画を提言した。影響評価手法として，漁業と環境の因果関係を模索可能な水産資源解析学の一般的手法，*Geographic Information System* などを利用した環境の数量化，長期の時間的変動を精査できる時系列解析も導入する必要があることを論じ，評価手法の今後の方向を展望した。影響の予測評価手法についても考察を加え，*Instream Flow Incremental Methodology* に導入されている魚類生息場所の概念についても若干触れた。最後に，河川と同様に沿岸でも人為的環境改変は著しいことから，本研究の手法による沿岸生物資源の評価が急務であることを強調した。

謝　　辞

本研究をとりまとめるにあたり，終始懇切なる御指導をいただき，さらに温かい励ましと本論文の御校閲も賜った東京大学海洋研究所の松宮義晴教授に深く感謝申し上げます。また同じく校閲による御指導を賜った同大学農学部の清水　誠教授（当時），同大学海洋研究所の杉本隆成教授，塚本勝巳教授ならびに中田英昭助教授に感謝申し上げます。

東京水産大学水産学部の北田修一助教授には，本研究の統計学的内容に関する直接的な御指導をいただいた。建設省河川局の関　克己氏，東亜建設株式会社の田谷全康氏には解析資料を快く提供いただき，温かいお言葉も賜った。豊橋技術科学大学の中村俊六教授，山口大学工学部の関根雅彦助教授には本研究内容に関する貴重な御指導をいただいた。岐阜工業高等専門学校の和田　清助教授，木更津工業高等専門学校の石川雅朗講師，豊橋技術科学大学の東信行博士には有益な御助言と励ましの言葉をいただいた。リバーフロント整備センターおよびダム水源地環境整備センターの方々からもお世

話をいただいた。

三重大学生物資源学部の原田泰志助教授，中央水産研究所の赤嶺達郎博士，三重県水産技術センターの山川　卓博士には貴重な御指導と御助言を賜った。長崎大学水産学部の山内　淳助教授，東京大学海洋研究所の立川賢一博士，東海大学海洋学部の大西修平博士には，本論文のとりまとめにあたっての御指導と激励のお言葉をいただいた。水産大学校増殖学科の浜野龍夫助教授からも温かい励ましのお言葉を頂戴した。東京大学海洋研究所の森山彰久技術官，勝川俊雄氏，李　雅玲嬢には論文内容の吟味に関して御便宜いただいた。

以上の方々に厚く御礼申し上げます。

文　　献

赤池弘次・中川東一郎，1972：ダイナミックシステムの統計的解析と制御．サイエンス社，東京，189 pp.

Angermeire, P. L. and J. A. Karr, 1986: Applying an index of biotic integrity based on stream-fish communities: considerations in sampling and interpretation. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **6**, 418–429.

Angermeire, P. L. and I. J. Schlosser, 1987: Assessing biotic integrity of the fish community in a small Illinois stream. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **7**, 331–338.

Angermeire, P. L. and R. A. Smogor, 1995: Estimating number of species and relative abundances in stream-fish communities: effects of sampling effort and discontinuous spatial distributions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**, 936–949.

有馬　哲・石村貞夫，1987：多変量解析のはなし．東京図書株式会社，東京，320 pp.

朝比奈正二郎・今泉吉典・上野俊一・黒田長久・中村守純(監)，1992：レッドデータアニマルズ．JICC出版局，東京，190 pp.

Barnett, A. M., T. D. Johnson and L. Purcell, 1991: Evaluation of the mitigative value of an artificial reef relative to open coast sand bottom by the biological evaluation standardized technique (BEST). *JUS Proceedings*, pp. 112–115.

Bayley, P. B., 1993: Quasi-likelihood estimation of marked fish recapture. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 2077–2085.

Bayley, P. B., R. W. Larimore and D. C. Dowling, 1989: Electric seine as fish-sampling gear in streams. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **118**, 447–453.

Beecher, H. A., T. H. Johnson and J. P. Carleton, 1993: Predicting microdistributions of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) parr from depth and velocity preference criteria: test of an assumption of the instream flow incremental methodology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 2380–2387.

Bourgeois, G., R. A. Cunjak, D. Caissie and N. El-Jabi, 1996: A spatial and temporal evaluation of PHABSIM in relation to measured density of juvenile Atlantic salmon in a small stream. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **16**, 154–166.

Box, G. E. P. and G. M. Jenkins, 1976: Time Series Analysis: Forecasting and Control. (Rev. ed.) *Holden-Day*, San Francisco, 575 pp.

Box, G. E. P and G. C. Tiao, 1975: Intervention analysis with applications to economic and environmental problems. *J. Am. Stat. Assoc.*, **70**, 70–79.

Brink, B. J. E. ten, S. H. Hoaper and F. Colijn, 1991: A quantitative method for description and assessment of ecosystems: the AMOEBA-approach. *Mar. Poll. Bull.*, **23**, 265–270.

Campbell, H. F., G. Meyer and R. B. Nicholl, 1993: Search behavior in the purse seine tuna fishery. *Natural Resource Modeling*, **7**, 15–35.

Castro, M. and W. Lawing, 1995: A study of sampling strategies for estimating growth parameters in fish populations. *Fish. Res.*, **22**, 59–75.

Chapman, D. G., 1955: Population estimation based on change of composition caused by a selective removal. *Biometrika*, **42**, 279–290.

Chapman, D. G. and G. I. Murphy, 1965: Estimates of mortality and population from survey-removal records. *Biometrics*, **21**, 921–935.

Clark, W. G., 1991: Groundfish exploitation rates based on life history parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**, 734–750.

Conder, A. L. and T. C. Annear, 1987: Test of weighted usable area estimates derived from a PHABSIM model for instream flow studies on trout streams. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **7**, 339–350.

Conner, M. C., R. A. Lancia and K. H. Pollock, 1986: Precision of the change-in-ratio technique for deer population management. *J. Wildl. Manage.*, **50**, 125–129.

Dawe, E. G., J. M. Hoenig and X. Xu, 1993: Change-in-ratio and index-removal methods for population assessment and their application to snow crab (*Chionoecetes opilio*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 1467–1476.

Deriso R. B., 1987: Optimal $F_{0.1}$ criteria and their relationship to maximum sustainable yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44** (*Suppl.* 2), 339–348.

Deriso, R. B., T. J. Quinn Ⅱ and P. R. Neal, 1985: Catch-age analysis with auxiliary information. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 815–824.

Dobson, A. J., 1990: An Introduction to Generalized Linear Models. *Chapman and Hall*, London, 174 pp.

土井長之・岡田啓介・石橋喜美子，1973：クルマエビ環境要因の減耗作用の評価Ⅰ．西条干潟における環境指標の選抜．東海水研報，**76**, 37–52.

Dwyer, W. P. and D. A. Erdahl, 1995: Effects of electroshock voltage, wave form, and pulse rate on survival of cutthroat trout eggs. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **15**, 647–650.

Fausch, K. D., J. R. Karr and P. R. Yant, 1984: Regional application of an index of biotic integrity based on stream fish communities. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **113**, 39–55.

Foote, K. G. and G. Stefánsson, 1993: Definition of the problem of estimating fish abundance over an area from acoustic line-transect measurements of density. *ICES J. mar. Sci.*, **50**, 369–381.

Fore, L. S., J. R. Karr and L. L. Conquest, 1994: Statistical properties of an index of biological integrity used to evaluate water resources. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 1077–1087.

Francis, R. C. and S. R. Hare, 1994: Decadal-scale regime shifts in the large marine ecosystems of the North-east Pacific: a case for historical science. *Fish. Oceanogr.*, **3**, 279–291.

藤井宏一（訳）[R. R. Sokal and F. J. Rohlf（著）]，1983：生物統計学．共立出版株式会社，東京，449 pp.

藤沢偉作，1978：楽しく学べる統計教室．現代数学社，京都，239 pp.

福嶋　悟，1990：河川工事の魚類相に及ぼす影響．円海山・港北ニュータウン地区生態調査報告書，横浜市公害研究所，公害研資料，**94**, 31–37.

福嶋　悟・水尾寛己・樋口文夫，1987：港北ニュータウン公園池の魚類相．円海山・港北ニュータウン地区生態調査報告書，横浜市公害研究所，公害研資料，**74**, 189–198.

福嶋　悟・水尾寛己・樋口文夫，1990：港北ニュータウン公園池の魚類相．円海山・港北ニュータウン地区生態調査報告書，横浜市公害研究所，公害研資料，**94**, 85–96.

船越茂雄・中村元彦，1995：イカナゴの再生産管理と資源管理．水産海洋研究，**59**, 73–76.

Gan, K. and T. McMahon, 1990: Variability of results from the use of PHABSIM in estimating habitat area. *Regul. Rivers: Res. Manage.*, **5**, 233–239.

原田泰志・松宮義晴，1995：資源変動のもとでの放流方策に関する理論的研究．水産海洋研究，**59**, 85–89.

原　徹・斉藤　薫・岡崎　稔・武藤義範，1994：可児川の親水施設付近における漁場調査．岐阜水試研報，**39**, 1–20.

Hare, S. R. and R. C. Francis, 1995: Climate change and salmon production in the Northeast Pacific Ocean. (ed. by R. J. Beamish) Climate Change and Northern Fish Populations, *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **121**, 357–372.

長谷川　彰，1983：社会経済面からの予測と評価．漁業環境アセスメント（吉田多摩夫編），恒星社厚生閣，東京，129–147.

長谷川　彰，1985：漁業管理．恒星社厚生閣，東京，236 pp.

畑中　寛（訳）[W. G. Doubleday 編]，1983：北西大西洋における底魚資源調査の手引き．海洋水産資源開発センター，36–113.

林　公義・古賀一郎・古賀　敬，1989：横浜市沿岸域の魚類相．横浜の川と海の生物，横浜市公害対策局，公害資料，**140**, 213–273.

林　公義・島村嘉一・長山亜紀良，1992：横浜市沿岸域の魚類相．横浜の川と海の生物，横浜市公害対策局，公害資料，**161**, 255–333.

林知己夫，1974：数量化の方法．東洋経済新報社，東京，259 pp.

林知己夫，1993：数量化．朝倉書店，東京，233 pp.

Hayes, J. W. and I. G. Jowett, 1994: Microhabitat models of large drift-feeding brown trout in three New Zealand Rivers. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **14**, 710–725.

Hilborn, R. and C. J. Walters, 1992: Quantitative Fisheries Stock Assessment. *Chapman and Hall*, London, 570 pp.

平松一彦，1987：Bootstrap と Jackknife の統計学．遠洋，**66**, 5–6.

平松一彦，1994a：Bootstrap 法による信頼区間とバイアスの推定．遠洋，**94**, 2–6.

平松一彦，1994b：水産資源研究の最新動向．水産の研究，**13**(4), 44–48.

平松一彦，1995a：漁業生態系モデル研究の実施における諸問題点．海洋，**27**, 226–228.

平松一彦，1995b：統計モデルによる CPUE の標準化．漁業資源研究会議　北日本底魚部会報，**28**, 87–97.

平野敏行（編），1992：漁場環境容量．恒星社厚生閣，東京，120 pp.

平野敏行・中田英昭，1983：構造モデル法．漁業環境アセスメント（吉田多摩夫編），恒星社厚生閣，東

京，81–102.
廣松　毅・浪花貞夫，1990：経済時系列分析．朝倉書店，東京，232 pp.
堀家健司，1995：生活史モデル．海洋，**27**, 204–209.
堀家健司・平野拓郎・細田昌広・平野敏行，1992：生活史モデル．漁場環境容量(平野敏行編)，恒星社厚生閣，東京，104–118.
Horppila, J. and H. Peltonen, 1992: Optimizing sampling from trawl catches: contemporaneous multistage sampling for age and length structures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 1555–1559.
細谷和海・前畑政善，1994：日本における希少淡水魚の現状と系統保全の方向性．養殖研報，**23**, 17–25.
Hughes, R. M. and J. R. Gammon, 1987: Longitudinal changes in fish assemblages and water quality in the Willamette River, Oregon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **116**, 196–209.
井上幹生・中野　繁，1994：小河川の物理的環境構造と魚類の微生息場所．日生態会誌，**44**, 151–160.
石田力三，1988：アユその生態と釣り．つり人社，東京，162 pp.
石居　進，1975：生物統計学入門．培風館，東京，290 pp.
石村貞夫，1992：分散分析のはなし．東京図書株式会社，東京，373 pp.
石塚吉生，1991：ミナミマグロ資源評価に適用されるVPAの現状と問題点．水産資源管理談話会報，**3**, 16–33.
磯部雅彦(編)，1994：海岸の環境創造．朝倉書店，東京，208 pp.
板井隆彦，1994：静岡県における淡水魚類の保護－開発に伴う環境影響評価等の調査の内容と関連して－．環境システム研究，**1**, 47–62.
伊藤政志・岸野洋久・佐藤幸雄，1985：統計処理の手法がよくわかる本．株式会社技術評論社，東京，234+44 pp.
伊藤猛夫・水野信彦，1977：肱川上流水系の魚類を中心とした河川生態とダム建設の影響評価．肱川上流水系水産資源調査会，151 pp.
伊藤猛夫・水野信彦，1979：仁淀川水系坂折川の魚類を中心とした河川生態と漁業．仁淀川水系河川生態研究会，92+8 pp.
伊藤猛夫・二階堂要，1966：ダム湖の上流および下流における魚類の量的分布．魚類学雑誌，**13**, 145–155.
Jacobson, L. D. and A. D. MacCall, 1995: Stock-recruitment models for Pacific sardine (*Sardinops sagax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**, 566–577.
Jensen, A. L., 1985: Time series analysis and forecasting of Atlantic menhaden catch and CPUE. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **5**, 78–85.
Jinn, J. H., J. Sedransk and P. Smith, 1987: Optimal two-phase stratified sampling for estimation of age composition of a fish population. *Biometrics*, **43**, 343–353.
金沢　光，1995：高麗川における魚道調査．埼玉水試研報，**53**, 10–24.
可児藤吉，1978：可児藤吉全集　全1巻．思索社，東京，1–17.
環境庁，1987：河川調査報告書．第3回自然環境保全基礎調査，環境庁，147 pp.
環境庁，1991：日本の絶滅のおそれのある野生動物　脊椎動物編．自然環境研究センター，東京，340 pp.
Karr, J. R., 1981: Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries*, **6**(6), 21–27.
Karr, J. R. and D. R. Dudley, 1981: Ecological perspective on water quality goals. *Environmental Management*, **5**, 55–68.
Karr, J. R., P. R. Yant, K. D. Fausch and I. J. Schlosser, 1987: Spatial and temporal variability of the index of biotic integrity in three midwestern streams. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **116**, 1–11.
川原重幸・魚住雄二（訳）[D. J. Mackett 著]，1983：漁業資源調査とその評価のための手引き．海洋水産資源開発センター，1–35.
川合禎次・川那部浩哉・水野信彦(編)，1980：日本の淡水生物．東海大学出版会，東京，194+26 pp.
川那部浩哉，1969：オイカワとカワムツ．川と湖の魚たち．中公新書，東京，40–59.
川那部浩哉・水野信彦(編)，1989：日本の淡水魚．山と渓谷社，東京，719 pp.
建設省河川局治水課(監)，1993：河川水辺の国勢調査マニュアル（案）(生物調査編)．リバーフロント整備センター，東京，313 pp.
建設省河川局治水課(監)，1994：多自然型河川工法設計施工要領．山海堂，東京，119 pp.
木元新作，1976：動物群集研究法Ⅰ．共立出版株式会社，東京，192 pp.
木元新作・武田博清，1989：群集生態学入門．共立出版株式会社，東京，198 pp.
岸野洋久，1988：サンプリング理論．パソコンによるデータ解析（村上征勝・田村義保編），朝倉書店，東京，77–90.
北田修一，1986：有標識率調査の考え方と必要標本数．栽培技研，**15**, 187–197.
北田修一，1991：標識再捕に基づく種苗放流効果の評価に関する統計学的研究．栽培資源調査検討資料，**6**，日本栽培漁業協会，96 pp.

Kitada, S., K. Hiramatsu and H. Kishino, 1994: Estimating mortality rates from tag recoveries: incorporating over-dispersion, correlation, and change points. *ICES J. mar. Sci.*, **51**, 241–251.

北田修一・岸野洋久，1993：標識再捕から推定した死亡率に基づく放流魚の品質評価．統計数理，**41**, 183–195.

北川源四郎，1993：FORTRAN 77 時系列解析プログラミング．岩波書店，東京，390 pp.

小林四郎，1995：生物群集の多変量解析．蒼樹書房，東京，194 pp.

小西貞則，1988：ブートストラップ法による推定量の誤差評価．パソコンによるデータ解析（村上征勝・田村義保編），朝倉書店，東京，121–142.

工藤孝浩，1990：横浜市金沢区沿岸域の魚類．神奈川自然保全研究会報告書，**9**, 19–34.

工藤孝浩，1995：横浜市金沢区野島海岸における魚類相変化．神奈川自然保全研究会報告書，**13**, 13–26.

久野英二，1986：動物の個体群動態研究法Ⅰ．共立出版株式会社，東京，114 pp.

蔵本武明・中田喜三郎，1992：物質循環モデル．漁場環境容量（平野敏行編），恒星社厚生閣，東京，85–103.

Large, P. A., 1992: Use of a multiplicative model to estimate relative abundance from commercial CPUE data. *ICES J. mar. Sci.*, **49**, 253–261.

Laurie, W. A. and D. Brown, 1990: Population biology of marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*). Ⅲ. Factors affecting survival. *J. Anim. Ecol.*, **59**, 545–568.

Leonard, P. M. and D. J. Orth, 1986: Application and testing of an index of biotic integrity in small, coolwater streams. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **115**, 401–414.

Leonard, P. M. and D. J. Orth, 1988: Use of habitat guilds of fishes to determine instream flow requirements. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **8**, 399–409.

Li, W. K., 1994: Time series models based on generalized linear models: some further results. *Biometrics*, **50**, 506–511.

Lyons, J., L. Wang and T. D. Simonson, 1996: Development and validation of and index of biotic integrity for coldwater streams in Wisconsin. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **16**, 241–256.

Mace, P. M, 1994: Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 110–122.

Mace, P. M. and M. P. Sissenwine, 1993: How much spawning per recruit is enough? *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **120**, 101–118.

松田裕之，1995：マサバ資源の再生産率の年変動と資源管理方策．水産海洋研究，**59**, 77–80.

松宮義晴，1980：付着生物調査の指数表示法．付着生物研究，**2**, 39–44.

松宮義晴，1983：沿岸水産生物の資源評価．水産資源の解析と評価（石井丈夫編），恒星社厚生閣，東京，115–129.

松宮義晴，1984：水産資源開発をどのように数字で表示するか．水産開発ながさき，**27**, 1–3.

松宮義晴（編），1993：水産資源解析と統計モデル．恒星社厚生閣，東京，116 pp.

松宮義晴，1994：資源量推定法－魚の数を知る方法．遺伝，**48**, 11–15.

松宮義晴，1996a：再生産情報を重視した水産資源管理の理論と実践．水産資源管理談話会報，**16**, 34–44.

松宮義晴，1996b：水産資源管理概論．水産研究叢書，**46**，日本水産資源保護協会，77 pp.

松宮義晴・小出水規行，1995：Change-in-Ratio Methods による水産資源の評価．数理生物学における決定論・確率モデルの基礎理論的研究，統計数理研究所共同研究リポート **76**, 17–30.

McCullagh, P. and J. A. Nelder, 1989: Generalized Linear Models. (2nd ed.) *Chapman and Hall*, London, 511 pp.

Mendelssohn, R., 1981: Using Box-Jenkins models to forecast fishery dynamics: identification, estimation, and checking. *Fish. Bull.*, **78**, 887–896.

Millar, R. B. and S. J. Walsh, 1992: Analysis of trawl selectivity studies with an application to trouser trawls. *Fish. Res.*, **13**, 205–220.

三村信男・平山貴彦・町田　聡，1994：沿岸特性数値地図を用いた海岸環境の評価．海岸工学論文集，**41**, 1151–1155.

三村信男・関　和美・古米弘明，1993：環境特性の指標化と沿岸域の特性評価に関する研究．海岸工学論文集，**40**, 1041–1045.

Minns, C. K, V. W. Cairns, R. G. Randall and J. E. Moore, 1994: An index of biotic integrity (IBI) for fish assemblages in the littoral zone of Great Lakes' Areas of Concern. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 1804–1822.

蓑谷千凰彦・廣松　毅（訳）[W. Vandaele 著]，1988：時系列入門．多賀出版，東京，409 pp.

水戸啓一，1995：ベーリング海生態系モデル．海洋，**27**, 220–226.

宮地傳三郎・川那部浩哉・水野信彦，1976：原色日本淡水魚類図鑑．（全改訂新版）保育社，大阪，462 pp.

水野信彦，1965：淀川下流域の水質汚濁と魚類の分布．大阪学大紀要，B-**13**, 203–211.

水野信彦，1979：斐伊川・神戸川の魚類．斐伊川・神

戸川漁業調査報告書，日本水産資源保護協会，113–227.
水野信彦，1983：円山川の魚類．円山川水系の生物生態，兵庫県八鹿土木事務所，279–449.
水野信彦，1985：斐伊川支流下横田川の魚類．中国四国農政局横田開拓建設事業所．59 pp.
水野信彦・伊藤猛夫，1982：松浦川水系とくに厳木川の魚類とその生息環境 2．松浦川水系河川生態研究会，35 pp.
水野信彦・御勢久右衛門，1993：河川の生態学．（補訂・新装版）築地書館株式会社，東京，247 pp.
森下郁子，1977：川の健康診断．日本放送出版協会，東京，210 pp.
森　主一・根来健一郎・水野信彦，1967：紀の川水系の漁業調査　第 1 部．京大防災研究協会，341 pp.
Myers, R. A., A. A. Rosenberg, P. M. Mace, N. Barrowman and V. R. Restrepo, 1994: In search of thresholds for recruitment overfishing. *ICES J. mar. Sci.*, **51**, 191–205.
南雲仁一（監訳）[E. C. Pielou（著）]，1974：数理生態学．産業図書株式会社，東京，315 pp.
中村　充，1991：改訂水産土木学．工業時事通信社，東京，561 pp.
中村守純，1955：関東平野に繁殖した移植魚．日本生物地理学会会報，**16–19**（岡田彌一郎博士還暦記念号，日本動物相の研究），333–337.
中村俊六，1995：魚道のはなし．山海堂，東京，225 pp.
中村俊六・塚原健一・石川雅朗（監訳）[W. S. Platts, W. F. Megahan and G. W. Minshall（著）]，1994：河川・水辺における生物生息環境評価のための調査・数量化手法．豊橋工事事務所，88 pp.
中村俊昭・和野信市・稲田　勉・伊藤哲文・寺中啓一郎，1995：環境修復プロセスの評価手法の研究．日本沿岸域会議論文集，**7**, 37–50.
中村義治，1995：ホッキガイの大発生と自主管理システム．水産海洋研究，**59**, 62–68.
Nakata, H. and T. Hirano, 1989 a: The use of structural model for the assessment of environmental impact on coastal fisheries: principles and procedures. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 273–278.
Nakata, H. and T. Hirano, 1989 b: The use of the structural model for the assessment of environmental impact on coastal fisheries: an application. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 279–286.
中田喜三郎，1983：生態系モデル．漁業環境アセスメント（吉田多摩夫編），恒星社厚生閣，東京，47–80.
Nelder, J. A. and R. W. M. Wedderburn, 1972: Generalized linear models. *J. Roy. Statist. Soc. A*, **135**, 370–384.
日本計画行政学会，1986：環境指標．学陽書房，東京，191 pp.
日本自然保護協会，1994：指標生物．平凡社，東京，364 pp.
日本水産学会（編），1982：沿岸海域の富栄養化と生物指標．恒星社厚生閣，東京，155 pp.
能勢幸雄・石井丈夫・清水　誠，1988：水産資源学．東京大学出版会，東京，217 pp.
大西修平，1993：時系列分析を用いた漁海況予測．水産資源解析と統計モデル（松宮義晴編），恒星社厚生閣，東京，41–59.
Ohnishi, S., Y. Matsumiya, M. Ishiguro and K. Sakuramoto, 1995: Construction of time series analysis model effective for forecast of fishing and oceanographic conditions. *Fisheries Science*, **61**, 550–554.
大野正夫，1988：概論：海岸構造物と水産資源増殖．月刊海洋科学，**20**, 350–354.
大槻　忠，1983：マトリックス・ネットワーク法．漁業環境アセスメント（吉田多摩夫編），恒星社厚生閣，東京，103–128.
Orth, D. J. and O. E. Maughan, 1982: Evaluation of the incremental methodology for recommending instream flows for fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **111**, 413–445.
Orth, D. J. and P. M. Leonard, 1990: Comparison of discharge methods and habitat optimization for recommending instream flows to protect fish habitat. *Regul. Rivers: Res. Manage.*, **5**, 129–138.
Otis, D. L., 1980: An extension of the change-in-ratio methods. *Biometrics*, **36**, 141–147.
Paller, M. H., M. J. M. Reichert and J. M. Dean, 1996: Use of fish communities to assess environmental impacts in South Carolina coastal plain streams. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **125**, 633–644.
Paulik, G. J. and D. S. Robson, 1969: Statistical calculations for change-in-ratio estimators of population parameters. *J. Wildl. Manage.*, **33**, 1–27.
Peterson, J. T. and C. F. Rabeni, 1995: Optimizing sampling effort for sampling warmwater stream fish communities. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **15**, 528–541.
Petitgas, P., 1993: Geostatistics for fish stock assessments: a review and an acoustic application. *ICES J. mar. Sci.*, **50**, 285–298.
Pollock, K. H., R. A. Lancia, M. C. Conner and B. L. Wood, 1985: A new change-in-ratio procedure robust to unequal catchability of types of animal. *Biometrics*, **41**, 653–662.
Quinn Ⅱ, T. J. and R. P. Marshall, 1989: Time series analysis: quantifying variability and correlation in SE Alaska salmon catches and environmental data. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat.*, **108**, 67–80.

リバーフロント整備センター（編），1990：まちと水辺に豊かな自然を．山海堂，東京，118 pp.
リバーフロント整備センター（編），1991：川を楽しむ．技報堂出版株式会社，東京，163 pp.
リバーフロント整備センター（編），1992：まちと水辺に豊かな自然をⅡ．山海堂，東京，185 pp.
リバーフロント整備センター（編），1993：河川水辺の国勢調査年鑑（1990・91年度）　魚介類調査編．山海堂，東京，698 pp.
リバーフロント整備センター（編），1993：川の風景を考える．山海堂，東京，111 pp.
リバーフロント整備センター（編），1994：川．山海堂，東京，128 pp.
Ricker, W. E., 1975: Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Board. Can. Bull.*, **191**, 382 pp.
Riley, S. C. and K. D. Fausch, 1992: Underestimation of Trout population size by maximum-likelihood removal estimates in small streams. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **12**, 768–776.
Saila, S. B., M. Wigbout and R. J. Lermit, 1982: Comparison of some time series models for the analysis of fisheries data. *J. Cons. int. Explor. Mer*, **39**, 44–52.
坂元慶行・石黒真木夫・北川源四郎，1983：情報量統計学．共立出版株式会社，東京，236 pp.
佐久田昌昭，1988：新しい人工魚礁の考え方と実施例．月刊海洋科学，**20**, 409–414.
柵瀬信夫・永田　慧・坂田　昇，1993：カニと護岸形態の関係．コンクリート構造物の緑化に関するシンポジウム論文報告集，日本コンクリート工学協会，103–110.
桜本和美，1995：ファジィ制御を用いた水産資源の管理．水産海洋研究，**59**, 81–84.
桜本和美・船越茂雄，1994：資源管理．現代の水産学（日本水産学会出版委員会編），恒星社厚生閣，東京，56–64.
Seber, G. A. F., 1982: Change in Ratio Methods. The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters (2nd ed.), *Charles Griffin and Company LTD*, London, 353–392.
関根雅彦，1995：漁場生態系モデル．海洋，**27**, 210–214.
島谷幸宏・小栗幸雄・萱場祐一，1993：河川改修が生物生息空間及び魚類相に与えた影響－鬼怒川支川の田川を例にとって－．*RIVER FRONT*，リバーフロント整備センター，**18**, 9–12.
清水　誠，1983：沿岸海域環境の人為的変化と漁業．漁業環境アセスメント（吉田多摩夫編），恒星社厚生閣，東京，11–24.
清水　誠（編），1994：水産と環境．恒星社厚生閣，東京，102 pp.
清水利厚，1983：混獲率の推定と推定に必要な標本数．千葉水試研報，**41**, 29–31.
白旗慎吾（編），1987：パソコン統計解析ハンドブックⅣ　ノンパラメトリック編．共立出版株式会社，東京，406 pp.
Simonson, T. D., J. Lyons and P. D. Kanehl, 1994: Quantifying fish habitat in streams: transect spacing, sample size, and a proposed framework. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **14**, 607–615.
Smith, S. J., J. J. Hunt and D. Rivard (ed.), 1993: Risk evaluation and biological reference points for fisheries management. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **120**, 442 pp.
Steedman, R. J., 1988: Modification and assessment of an index of biotic integrity to quantify stream quality in southern Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 492–501.
Stergiou, K. I., 1989: Modelling and forecasting the fishery for pilchard (*Sardina pilchardus*) in Greek waters using ARIMA time-series models. *J. Cons. int. Explor. Mer*, **46**, 16–23.
Stergiou, K. I., 1990: A seasonal autoregressive model of the anchovy *Engraulis encrasicolus* fishery in the eastern Mediterranean. *Fish. Bull.* **88**, 411–414.
Stergiou, K. I., 1991: Describing and forecasting the sardine-anchovy complex in the eastern Mediterranean using vector autoregressions. *Fish. Res.* **11**, 127–141.
水系環境を考える会，1992：都市近郊の水系の特性定量分析－三浦半島の水系を例としてー．横須賀市博研報（自然），**40**, 11–19.
水産庁，1993：都市近郊河川漁場改善調査報告書．水産庁，263 pp.
鮭川　登・大矢雅彦・石崎勝義・荒井　治・山本晃一・吉本俊裕，1992：河川工学．鹿島出版会，東京，248 pp.
鈴木義一郎，1995：情報量規準による統計解析入門．講談社，東京，170 pp.
鈴木達三・高橋宏一，1991：標本抽出の計画と方法．放送大学教育振興会，東京，273 pp.
玉井信行・水野信彦・中村俊六（編），1993：河川生態環境工学．東京大学出版会，東京，312 pp.
田中昌一，1953：年令組成から推定された生残率の比推定による精度計算法－Ⅰ．魚体抽出が単純抽出であった場合．日水誌，**18**, 21–26.
Tanaka, S, 1953a: The method to calculate precision of survival rate estimated from age-composition, by ratio estimate–Ⅱ. A method applied to age-composition obtained using length for stratification. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **19**, 279–282.

Tanaka, S, 1953b: Precision of age-composition of fish estimated by double sampling method using the length for stratification. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **19**, 657–670.

田中昌一，1985：水産資源学総論．恒星社厚生閣，東京，381 pp.

田中昌一（監訳）[C. W. Clark（著）]，1988：生物資源管理論．恒星社厚生閣，東京，300 pp.

田中　豊・森川敏彦・栗原考次（訳）[A. J. Dobson（著）]，1993：統計モデル入門．共立出版株式会社，東京，176 pp.

田中　豊・垂水共之（編），1986：パソコン統計解析ハンドブックⅢ　実験計画法編．共立出版株式会社，東京，488 pp.

田中　豊・垂水共之・脇本和昌（編），1984：パソコン統計解析ハンドブックⅡ　多変量解析編．共立出版株式会社，東京，403 pp.

田中　豊・垂水共之・脇本和昌（編），1990：パソコン統計解析ハンドブックⅤ　多変量分散分析・線形モデル編．共立出版株式会社，東京，395 pp.

Thomas J. A. and K. D. Bovee, 1993: Application and testing of a procedure to evaluate transferability of habitat suitability criteria. *Regul. Rivers: Res. Manage.*, **8**, 285–294.

Thompson, B. A. and G. R. Fitzhugh, 1986: A use attainability study: an evaluation of fish and macroinvertebrate assemblages of the Lower Calcasieu river, Louisiana. Center for Wetland Resources, Coastal Fisheries Institute, Louisiana State University, Baton Rouge. LSU-CFI-29.

東京都環境保全局水質保全部，1985：昭和58年度水生生物調査結果．東京都環境保全局水質保全部水質監視課，266–282.

東京都環境保全局水質保全部，1987：昭和62年度水生生物調査結果．東京都環境保全局水質保全部水質監視課，101–107.

東京都水産試験場奥多摩分場（編），1987：漁業公害調査報告書．東京都水産試験場，93 pp.

豊島照雄・中野　繁・井上幹生・小野有五・倉茂好匡，1996：コンクリート化された河川流路における生息場所の再造成に対する魚類個体群の反応．日生態会誌，**46**, 9–20.

津田松苗，1964：汚水生物学．北隆館，東京，258 pp.

Udevitz, M. S. and K. H. Pollock, 1991: Change-in-ratio estimators for populations with more than two subclasses. *Biometrics*, **47**, 1531–1546.

Udevitz, M. S. and K. H. Pollock, 1995: Using effort information with change-in-ratio data for population estimation. *Biometrics*, **51**, 471–481.

和田時夫・松宮義晴，1995：まとめと問題提起．変動する資源の管理システムに関する数理学的検討，水産海洋研究，**59**, 90–92.

和田時夫・佐藤千夏子・松宮義晴，1996：加入あたり産卵資源量解析によるマサバ太平洋系群の資源管理．水産海洋研究，**60**, 363–371.

Waite, I. R. and R. A. Barnhart, 1992: Habitat criteria for rearing steelhead: a comparison of site-specific and standard curves for use in the instream flow incremental methodology. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **12**, 40–46.

脇本和昌・垂水共之・田中　豊（編），1984：パソコン統計解析ハンドブックⅠ　基礎統計編．共立出版株式会社，東京，308 pp.

Walters, C. J., J. S. Collie and T. Webb, 1988: Experimental designs for estimating transient responses to management disturbances. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 530–538.

Widrig, T. M., 1954: Method of estimating fish population, with application to Pacific sardine. *Fish. Bull.*, **56**, 141–166.

山田作太郎・田中栄次，1995：水温と資源情報によるアワビの管理政策．水産海洋研究，**59**, 69–72.

柳井晴夫・高木廣文（編），1986：多変量解析ハンドブック．現代数学社，京都，311 pp.

Yates, S., 1988: Adopting A Stream. A Northwest Handbook. *The Adopt-A-Stream Foundaiton*, USA, 116 pp.

横浜市環境保全局，1992：横浜の川と海の生物　第6報．横浜市環境保全局，環境保全資料，**161**, 458 pp.

横浜市公害研究所，1987：円海山・港北ニュータウン地区生態調査報告書　第2報，横浜市公害研究所，公害研資料，**74**, 275 pp.

横浜市公害研究所，1989：水域生物指標に関する研究報告．横浜市公害研究所，公害研資料，**88**, 348 pp.

横浜市公害研究所，1990：円海山・港北ニュータウン地区生態調査報告書　第3報，横浜市公害研究所，公害研資料，**94**, 168 pp.

横浜市公害対策局，1989：横浜の川と海の生物　第5報．横浜市公害対策局，公害資料，**140**, 392 pp.

吉田多摩夫（編），1983：漁業環境アセスメント．恒星社厚生閣，東京，182 pp.

吉田多摩夫（編），1986：環境化学物質と沿岸生態系．恒星社厚生閣，東京，133 pp.

吉田多摩夫・丸山俊朗・金子泰純，1983：予測評価の検証．漁業環境アセスメント（吉田多摩夫編），恒星社厚生閣，東京，148–163.

吉田陽一，1983：生物指標法．漁業環境アセスメント（吉田多摩夫編），恒星社厚生閣，東京，25–46.

吉田陽一（編），1984：漁業と環境．恒星社厚生閣，東京，156 pp.

Appendix table 1. Number of individuals of Japanese pale chub used as index of fish habitat quality for processes and periods of stream channelization.

	Period						
	1991		1992				Total
Process	Oct.	Nov.	Jan.	Apr.	June	Aug.	(3359)
Control	311	328	56	234	284	400	1613
After	137	137	84	102	3	330	793
Acting	72	350	87	77	62	305	953

Appendix table 2. Factor estimates of effects of fish habitat quality from log-linear models type *GLM*

Factor	Level	Estimate (S. E.)
Process (α)	Control (α_1)	1.00 (0.04)
	After (α_2)	0.32 (0.02)
	Acting (α_3)	0.53 (0.02)
Period (β)	1991 Oct. (β_1)	1.00 (0.06)
	Nov. (β_2)	1.72 (0.08)
	1992 Jan. (β_3)	0.51 (0.03)
	Apr. (β_4)	0.84 (0.05)
	June (β_5)	0.26 (0.04)
	Aug. (β_6)	2.36 (0.11)
Process×period [$(\alpha\beta)$]	Control×1991 Oct. [$(\alpha\beta)_{1,1}$]	1.00 (0.06)
	Control×1991 Nov. [$(\alpha\beta)_{1,2}$]	0.61 (0.03)
	Control×1992 Jan. [$(\alpha\beta)_{1,3}$]	0.35 (0.03)
	Control×1992 Apr. [$(\alpha\beta)_{1,4}$]	0.89 (0.06)
	Control×1992 June [$(\alpha\beta)_{1,5}$]	3.54 (0.55)
	Control×1992 Aug. [$(\alpha\beta)_{1,6}$]	0.55 (0.03)
	After×1991 Oct. [$(\alpha\beta)_{2,1}$]	1.38 (0.12)
	After×1991 Nov. [$(\alpha\beta)_{2,2}$]	0.80 (0.07)
	After×1992 Jan. [$(\alpha\beta)_{2,3}$]	1.66 (0.16)
	After×1992 Apr. [$(\alpha\beta)_{2,4}$]	1.22 (0.11)
	After×1992 June [$(\alpha\beta)_{2,5}$]	0.12 (0.03)
	After×1992 Aug. [$(\alpha\beta)_{2,6}$]	1.41 (0.11)
	Acting×1991 Oct. [$(\alpha\beta)_{3,1}$]	0.44 (0.04)
	Acting×1991 Nov. [$(\alpha\beta)_{3,2}$]	1.24 (0.07)
	Acting×1992 Jan. [$(\alpha\beta)_{3,3}$]	1.04 (0.09)
	Acting×1992 Apr. [$(\alpha\beta)_{3,4}$]	0.56 (0.04)
	Acting×1992 June [$(\alpha\beta)_{3,5}$]	1.47 (0.24)
	Acting×1992 Aug. [$(\alpha\beta)_{3,6}$]	0.79 (0.04)
Index of fish habitat quality on control in October 1991 (U_{11})		311.00 (12.05)

α_1, ···, α_3, β_1, ···, β_6, $(\alpha\beta)_{1,1}$, ···, $(\alpha\beta)_{3,6}$ and $U_{1,1}$ correspond to parameters of equation (4・9) in text.

Appendix table 3. Percentage (%) of upstream migration of ayu on four weirs with different structure

	Height	Large		Small	
	Fish passage	Absence	Presence	Absence	Presence
Year(times)	1	15	41	–	70
	2	24	57	53	52
	3	11	–	62	66
	Mean (S.E.)	16.7 (3.84)	49.0 (8.00)	57.5 (4.50)	62.7 (5.46)

–, no data.

1997年 1 月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 第52号 (Contribution No. A52 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
小出水規行：南西海区水産研究所　科学技術特別研究員　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石 2–17–5 (N.Koizumi: National Institute Post Doctoral Fellowship, Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 91–99 (1997)

トラフグの PGM, IDH 及び MDH アイソザイムにおける遺伝子型の分離比の検討

佐藤　良三・神谷　直明・岡田　一宏・鯉江　秀亮

Investigation of genotypic segregation ratio of PGM, IDH and MDH isozymes in ocellate puffer, *Takifugu rubripes*.

Ryozo Sato, Naoaki Kamiya, Kazuhiro Okada and Hideaki Koie

Mating tests for phosphoglucomutase (PGM), malate dehydrogenase (MDH) isozymes in muscle, and isocitrate dehydrogenase (IDH) isozymes in liver of ocellate puffer were carried out in order to deduce the genetic system of these isozymes and to investigate the genotypic segregation ratio. The expected genotypes were obtained for each cross. This confirmed that the isozymes are controlled by major genes, but some crosses showed statistical differences from the expected genotypic segregation ratio. In the case of the PGM isozymes, one out of three bc × bc crossing tests and one bb × bc cross were significantly different in genotypic segregation than the expected values at the 5% level, respectively. Moreover one out of two bc × cc crosses was different at the 1% level. In the IDH isozymes, one out of four NF × NF crosses was different at the 1% level. There were no differences in body length and body weight between each genotype. On the other hand, some differences in the condition factor between each genotype were recognized. However there was no trend in the survival rate or growth of any specific genotype. From these results, it is suggested that genes of isozymes are not always neutral, and that the genotypic segregation ratio and the growth of each genotype depends on the environmental factors.

Key words: PGM, IDH, MDH, genotypic segregation ratio, growth, ocellate puffer

アイソザイムがメンデル遺伝することは，Markert（1963）が4量体構造をもつLDH（乳酸脱水素酵素）の2種類のホモ接合体である1本バンドを *in vitro* で各々の単量体とした後に，それらを混ぜ合わせて5本バンドのヘテロ接合体に再結合させ，これらの過程をサブユニットと遺伝子に対応させることによって証明した。その後，遺伝子の構造とはたらき，遺伝子発現の制御機構などが詳細に解明され，遺伝学的，分子生物学的にも十分に裏付けられている（堀 1994）。これらの知見に基づき，魚類においてもアイソザイムの遺伝子型頻度及び遺伝子頻度が集団構造，系統分類及び遺伝・育種研究などで遺伝的指標として数多く用いられている。その際，数多くの研究者は電気泳動像及び各酵素のサブユニット構造に基づき遺伝子型を推定し，各遺伝子型頻度のハーディ・ワインベルグの法則への適合性により，研究者自身が立てた仮説が正しいものとして各々の研究へ展開している。すなわち，雌雄1尾づつの交配試験による各アイソザイムの遺伝様式の確認及び遺伝子型の分離比の検討を伴った集団研究の報告例は少ない。研究者が遺伝様式を間違って取り扱うことはほとんどないであろうが，遺伝子型の分離比に関する知見不足は集団構造研究の展開に影響を与えるであろう。トラフグ（*Takifugu rubripes*）では，アイソザイムを遺伝的指標とした系群研究（佐藤ほか 1991，佐藤 1997）だけで

はなく，産卵群構造研究（佐藤ほか 1994）が報告されている。しかし，ある産卵群とそれから形成される系群との間の遺伝的組成が必ずしも一致するとはかぎらない。すなわち，交配及びサンプリングの無作為からのずれのほかに，アイソザイムの遺伝子型の分離比や遺伝子型による成長の違いなどが生じる可能性があり，分離比及び成長に関する基礎的知見の蓄積が必要である。したがって，本研究では，トラフグの10組の交配試験により，PGM（フォスフォグルコムターゼ），IDH（イソクエン酸脱水素酵素）及びMDH（リンゴ酸脱水素酵素）アイソザイムについて，ヘテロ接合体同志の9組を含む延べ14組の遺伝様式の確認，遺伝子型の分離比及び遺伝子型と成長との関係を検討した。

材料と方法

トラフグの交配試験には，三重県安乗沖の産卵場周辺海域で旋網によって漁獲された親魚を用い，船上或いは市場で交配を行った。交配は1993年及び1994年の4月上・中旬にそれぞれ4組及び6組行い，交配後直ちに親の筋肉，肝臓を冷凍状態で南西海区水産研究所へ送付し，PGM，IDH及びMDHアイソザイムの遺伝子型の分析を行った。分析はトリス―クエン酸（pH 8.0）を緩衝液とするでん粉ゲル電気泳動法によった。分析結果に基づき，1993年には交配組1～4，1994年には交配組5～10の受精卵を残してふ化・飼育を行った（Table 1, 2）。すなわち，遺伝子型の分離比を検討した交配組は，PGMアイソザイムではbc × bcを3組，bc × bdを2組，bb × bcを1組，bc × ccを2組，IDHアイソザイムではNF × NFを4組，NN × NFを1組，さらにMDHアイソザイムではNN × NSを1組の計14組（4組重複）であった（Fig. 1）。なお，各アイソザイムの遺伝子型の名称は前報に従った（佐藤ほか 1991，佐藤 1997）。交配に用いた親魚は雌親魚6尾（平均体長50.7 cm，平均体重2.47 Kg），雄親魚10尾（平均体長43.8 cm，平均体重1.94 Kg）であり，交配組1と2，3と4，7～9はそれぞれ同じ雌親魚の卵であった。また，交配組1，2及び9は愛知県水産試験場，交配組3～5及び10は民間養魚場，交配組6～8は三重県水産技術センターで飼育した。

平均ふ化率は68%（40～92%）であり，仔魚

Table 1. Genotypic aggregation ratio of PGM isozymes of ocellate puffer.

Cross	Parental genotypes		Offspring genotypes observed (expected)					Total	Degree of freedom	χ^2
	Male	Female	bb	bc	bd	cc	cd			
1	bc	bd	40 (28)	23 (28)	28 (28)	–	21 (28)	112	3	7.79
2	bc	bc	40 (27.5)	50 (55)	–	20 (27.5)	–	110	2	8.18*
5	bc	bc	26 (28.8)	60 (57.5)	–	29 (28.8)	–	115	2	0.37
6	bc	bd	40 (40)	43 (40)	36 (40)	–	41 (40)	160	3	0.65
7	bc	bc	37 (38.8)	84 (77.5)	–	34 (38.8)	–	155	2	1.21
8	bb	bc	89 (76)	63 (76)	–	–	–	152	1	4.45*
9	bc	cc	–	96 (78.5)	–	61 (78.5)	–	157	1	7.80**
10	bc	cc	–	84 (75)	–	66 (75)	–	150	1	2.16

* $p<0.05$ ** $p<0.01$

Table 2. Genotypic aggregation ratio of IDH and MDH isozymes of ocellate puffer.

Cross (Isozyme)	Parental genotypes Male	Female	Offspring genotypes observed (expected) NN	NF	FF	Total	Degree of freedom	χ^2
3 (IDH)	NF	NF	27 (28.3)	52 (56.5)	34 (28.3)	113	2	1.58
4 (IDH)	NF	NF	29 (27.5)	54 (55)	20 (27.5)	103	2	1.82
7 (IDH)	NN	NF	83 (77.5)	72 (77.5)	–	155	1	0.43
8 (IDH)	NF	NF	45 (38)	75 (76)	32 (38)	152	2	2.25
9 (IDH)	NF	NF	34 (39.3)	67 (78.5)	56 (39.3)	157	2	9.54**
Cross	Male	Female	NN	NS	SS	Total	D·f	χ^2
10 (MDH)	NN	NS	79 (75)	71 (75)	–	150	1	0.43

** $p<0.01$

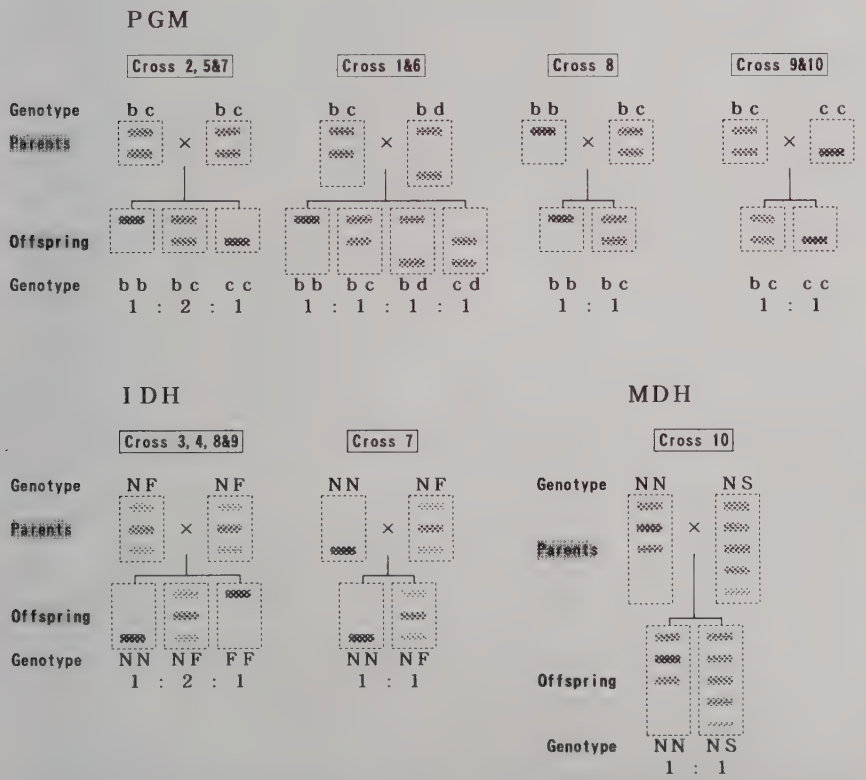


Fig. 1. Genotypes and schematic isozyme patterns of parents and offspring in each cross, and expected genotypic segregation ratio of PGM, IDH and MDH isozymes.

期の飼育水温は平均 20.1°C，稚魚期の水温は平均 26.0°C であり，餌は最初にワムシを与え，次第にアルテミア，配合飼料へと変えた。取り上げは交配組 9 及び 10 は 7 月下旬，残りは 8 月下旬に行い，取り上げ直後 –20°C で冷凍し，冷凍状態で南西海区水産研究所へ送付して分析に供した。

各交配組の各遺伝子型の分離比の検討は χ^2 検定により行った。成長については，尾鰭が噛まれて一部或いはほとんど全部が消失しているために標準体長，体重を測定し，肥満度は（体重）／（体長）^{3} × 1,000 から求めた。各遺伝子型の標準体長，体重及び肥満度の比較は平均値の差の検定により行った。

結　　果

全ての交配組において，親魚の組み合わせから期待された遺伝子型のみが出現し，アイソザイムを支配する遺伝子がメンデル遺伝することがあらためて確認された。PGM のサブユニット構造はモノマーであるために，ホモ接合体は 1 本バンド，ヘテロ接合体は 2 本バンドをもつ。2 本バンドで同じ遺伝子型の bc × bc の交配組からは，遺伝子型 bb, cc のホモ接合体が 1，遺伝子型 bc のヘテロ接合体が 2 の割合で出現することが期待できる（Fig. 1）。この遺伝子型の組み合わせは，交配組 2, 5 及び 7 の 3 組で行った。

Table 3. Mean body length and body weight of each genotype of PGM isozymes in ocellate puffer.

Cross	Genotype	Body length (cm)					Body weight (g)				
		bb	bc	bd	cc	cd	bb	bc	bd	cc	cd
1	No. of fish	40	23	28	–	21	40	23	28	–	21
	Mean	9.70	9.74	9.51	–	9.52	37.10	35.56	35.95	–	35.14
	S.D.	0.66	0.56	0.76	–	0.71	6.71	6.01	7.84	–	6.99
2	No. of fish	40	50	–	20	–	40	50	–	20	–
	Mean	9.57	9.64	–	9.48	–	33.72	33.65	–	32.20	–
	S.D.	0.56	0.49	–	0.58	–	5.01	5.06	–	5.81	–
5	No. of fish	26	60	–	29	–	26	60	–	29	–
	Mean	8.01	8.16	–	8.13	–	21.55	22.37	–	22.19	–
	S.D.	0.41	0.38	–	0.31	–	3.04	2.74	–	2.47	–
6	No. of fish	40	43	36		41	40	43	36	–	41
	Mean	9.78	9.70	9.95	–	9.73	41.18	39.47	43.27	–	39.41
	S.D.	0.97	0.94	0.97	–	0.76	12.36	10.14	11.66	–	8.41
7	No. of fish	37	84	–	34	–	37	84	–	34	–
	Mean	9.51	9.41	–	9.37	–	35.40	35.59	–	35.94	–
	S.D.	0.72	0.56	–	0.50	–	6.34	5.86	–	5.76	–
8	No. of fish	89	63	–	–	–	89	63	–	–	–
	Mean	8.78	8.41	–	–	–	28.39	26.82	–	–	–
	S.D.	0.82	0.87	–	–	–	7.03	7.42	–	–	–
9	No. of fish	–	96	–	61	–	–	96	–	61	–
	Mean	–	9.47	–	9.44	–	–	36.55	–	37.80	–
	S.D.	–	0.72	–	0.86	–	–	8.25	–	11.16	–
10	No. of fish	–	84	–	66	–	–	84	–	66	–
	Mean	–	8.58	–	8.60	–	–	28.07	–	28.30	–
	S.D.	–	0.55	–	0.49	–	–	5.31	–	4.67	–

S.D.: Standard Deviation

その中の交配組2において，遺伝子型bbが期待値に比べ多く，遺伝子型ccおよびbcが少なく，5%水準で有意差（自由度は2）が認められた（Table 1）。2本バンド同志のbc × bdの交配組からは，遺伝子型bb, bc, bd, cdが同じ割合で出現することが期待される。この組み合わせに相当する交配組1および6は2組とも有意差が認められなかった。PGMアイソザイムではそのほか遺伝子型bb × bcを1組，遺伝子型bc × ccを2組の計3組の交配結果が得られた。前者は交配組8で，ホモ接合体のbbが期待値より多く，ヘテロ接合体のbcが少なく，5%水準で有意差（自由度は1）が認められた。後者の中の1組の交配組9では，ヘテロ接合体のbcが期待値より多く，ホモ接合体のccが少なく，1%水準で有意差（自由度は1）が認められた。しかし，もう1組の交配組10では有意差は認められなかった。以上，PGMアイソザイムでは特定の交配組からいつも特定の遺伝子型が期待値より多いとか少ないという一定した結果は得られなかった。

IDHのサブユニット構造はダイマーであるために，ホモ接合体は1本バンド，ヘテロ接合体は3本バンドをもつ。3本バンドで同じ遺伝子型のＮＦ同志の交配組からは，遺伝子型NN, FFのホモ接合体が1，遺伝子型NFのヘテロ接合体が2の割合で出現することが期待される（Fig. 1）。交配組3, 4, 8および9の4組はこの遺伝子型の組み合わせであり，交配組9では遺伝子型FFが期待値に比べ多く，遺伝子型NF，NNが少なく，1%水準で有意差（自由度は2）が認められた（Table 2）。しかし，他の3組においては有意差が認められなかった。また，遺伝子型NN × NFの交配組7においても有意差は認められなかった。MDHアイソザイムはIDHと同様にダイマー構造をもつアイソザイムであるが，変異型遺伝子の頻度が低く，ヘテロ同志の交配ができなかった。そのため遺伝様式の確認を目的とした遺伝子型NN × NSの交配を行ったが，期待値からのずれは認められなかった。

アイソザイム分析魚の平均体長は交配組間でかなり異なっていたが，各交配組内の各遺伝子型間では統計学的な差は認められなかった。すなわち，PGMアイソザイムの各交配組内の各遺伝子型間における平均体長の差は0.01～0.37 cm, IDHアイソザイムでは0.09～0.23 cmであり，MDHアイソザイムでは一致していた（Table 3, 4）。平均体重については交配組間でさらに差が大きくなった。そして，各交配組内における各遺伝子型間の平均体重の差は，PGMアイソザイムで0.23～3.86 g，IDHアイソザイムで0.35～2.12 g，MDHアイソザイムで0.36 gと中には大きいものもあったが，標準偏差も大きく，統計学的な差は認められなかった（Table 3, 4）。

肥満度の平均値はいくつかの遺伝子型間において統計学的な差が認められた（Table 5）。PGMアイソザイムにおいて1%水準で有意差が認められたのは，交配組1の遺伝子型bd ＞ bc，交配組8のbc ＞ bbであり，5%水準では交配組1のbb ＞ bcおよびcd ＞ bc，交配組7のcc ＞ bb，交配組9のcc ＞ bcであった。IDHアイソザイムにおいて1%水準で有意差が認められたのは，交配組9のNF ＞ NNおよびFF ＞ NN，交配組8のNF ＞ NNであり，5%水準では交配組8のFF ＞ NNであった。しかし，これらと同じ遺伝子型の比較においても有意差が認められなかったり，特定の遺伝子型の肥満度が終始一貫して大きいとか小さいとかといった結果は得られなかった。

考　　察

トラフグのPGMアイソザイムではこれまで13の遺伝子型が検出され，a～eの5対立遺伝子の存在が推定されている（佐藤 1997）。本研究ではbb，bc，ccおよびbdの4つの遺伝子型を用いた交配試験を行い，cおよびd遺伝子より生じた遺伝子型cdを加えた計5つの遺伝子型が推測通り得られた（Fig. 1，Table 1）。IDHアイソザイムではこれまで4つの遺伝子型が検出され，N，FおよびF’の3対立遺伝子の存在が推定されている（佐藤 1997）。本研究ではNN，NFの2つの遺伝子型を用いた交配試験を行い，Nおよび Fの2つの遺伝子から生じたNN，NFおよびFFの3つの遺伝子型が推測通り得られた（Fig. 1，Table 1）。また，MDHアイソザイムについて

Table 4. Mean body length and body weight of each genotype of IDH and MDH isozymes in ocellate puffer.

Cross (Isozyme)	Genotype	Body length (cm)			Body weight (g)		
		NN	NF	FF	NN	NF	FF
3 (IDH)	No. of fish	27	52	34	27	52	34
	Mean	6.37	6.44	6.52	11.16	11.65	12.10
	S.D.	0.33	0.38	0.33	1.54	2.28	2.04
4 (IDH)	No. of fish	29	54	20	29	54	20
	Mean	8.49	8.58	8.51	26.86	28.08	26.79
	S.D.	0.36	0.43	0.38	3.57	3.92	3.52
7 (IDH)	No. of fish	83	72	–	83	72	–
	Mean	9.38	9.48	–	35.46	35.81	–
	S.D.	0.66	0.50	–	6.32	5.46	–
8 (IDH)	No. of fish	45	75	32	45	75	32
	Mean	8.78	8.56	8.55	27.81	27.83	27.41
	S.D.	0.73	0.94	0.84	6.53	7.88	6.93
9 (IDH)	No. of fish	34	67	56	34	67	56
	Mean	9.49	9.40	9.51	35.71	37.05	37.83
	S.D.	0.74	0.84	0.74	8.84	9.54	9.82
Cross	Genotype	NN	NS	SS	NN	NS	SS
10 (MDH)	No. of fish	79	71	–	79	71	–
	Mean	8.58	8.58	–	28.00	28.36	–
	S.D.	0.54	0.51	–	4.57	5.51	–

S.D.: Standard Deviation

は，遺伝子座1及び2により支配される易動度の速いゾーンと遺伝子座3に支配される易動度の遅いゾーンの2つに分かれ（佐藤ほか1991），これまで易動度の速いゾーンには $N_1N_1N_2N_2$，$N_1N_1N_2S_2$，$N_1N_1S_2S_2$ 及び $N_1F_1N_2N_2$ の4つの遺伝子型が，遅いゾーンには N_3N_3 及び N_3F_3 の2つの遺伝子型が検出されている。本研究では遺伝子型 $N_1N_1N_2N_2$（NNと称す）と $N_1N_1N_2S_2$（NSと称す）の交配を行い，NNとNSがほぼ1：1で出現し，推測通りの結果が得られた（Fig. 1, Table 1）。なお，遺伝子型 $N_1N_1S_2S_2$（SSと称す）は遺伝子型NSの易動度の最も速いバンド，真中のバンド及び易動度の最も遅いバンドと同じ位置の3本バントからなり，7年間にわたって約7,000尾分析した中で僅か1尾しか検出されていない。この遺伝子型SSとNNを交配させると，その F_1 は全て遺伝子型NSとなるものと推測される。

これまでアイソザイムを遺伝的指標とする数多くの集団研究が魚類を中心に水産動物を用いて行われているが，指標に用いたアイソザイムの遺伝子分析に関する報告は少ない。Wada（1975）はアコヤガイ（*Pinctada fucata*）のLAPアイソザイム，Ring *et al.*（1994）はEuropean grayling（*Thymallus thymallus* L.）のLDH，MEPアイソザイム，Morizot *et al.*（1994）はアメリカ産ナマズ（*Ictalurus punctatus*）のmAH，PGM，UGHUTなど5つのアイソザイムを交配試験により，研究者自らが電気泳動像と各酵素の構造から立てた遺伝仮説の正当性を確認している。しかし，Crozier and Moffett（1990）が大西洋産サケ（*Salmo salar* L.）で検討した7つのアイソザイムの中で，PGM，SDHに予期しない遺伝子型が検出された。彼らは遺伝子型の読み違え或いはコンタミであるかもしれないとしているが，それらの原因は不明である。

Table 5. Mean condition factor of each genotype of PGM, IDH and MDH isozymes in ocellate puffer. Statistically significant groups are marked with bold values for the mean condition factor and significance levels are given by asterisk(s) (* $p<0.05$; ** $p<0.01$).

Cross (Isozyme)	Genotype					Cross (Isozyme)	Genotype		
	bb	bc	bd	cc	cd		NN	NF	FF
1	40	23	28	–	21	3	27	52	34
(PGM)	**40.62***	**38.18**	**41.46****	–	**40.53***	(IDH)	43.14	43.18	43.51
	5.01	2.61	3.69	–	4.12				
2	40	50	–	20	–	4	29	54	20
(PGM)	38.25	37.47	–	37.62	–	(IDH)	43.75	44.29	43.41
	2.90	3.12	–	3.78	–		3.39	2.88	2.99
5	26	60	–	29	–	7	83	72	–
(PGM)	41.82	41.17	–	41.29	–	(IDH)	42.85	41.83	–
	2.53	3.19	–	3.33	–		4.19	3.45	–
6	40	43	36	–	41	8	45	75	32
(PGM)	43.11	42.83	43.16	–	42.37	(IDH)	**40.62**	**43.55****	**43.23***
	4.31	4.57	4.13	–	3.29		4.47	4.40	5.28
7	37	84	–	34	–	9	34	67	56
(PGM)	**41.16**	42.51	–	**43.38***	–	(IDH)	**41.17**	**43.97****	**43.27****
	4.44	3.53	–	3.86	–		3.07	4.33	3.62
8	89	63	–	–	–				
(PGM)	**41.36**	**44.16****	–	–	–	Cross	Genotype		
	4.38	4.80	–	–	–	(Isozyme)	NN	NS	SS
9	–	96	–	61	–	10	79	71	–
(PGM)	–	**42.56**	–	**43.97***	–	(MDH)	44.09	44.41	–
	–	4.10	–	3.59	–		3.95	4.18	–
10	–	84	–	66	–				
(PGM)	–	44.14	–	44.37	–				
	–	3.97	–	4.18	–				

Condition factor: Body weight/(Body length)^3 *1000
Upper: No.of fish, Middle: Mean, Lower: Standard deviation

Fujino and Kang（1968）は，太平洋産カツオ（*Katsuwonus pleamis*）のトランスフェリンにおける3つの遺伝子型の適応値（相対的生残率）がホモ接合体では1より小さく，ヘテロ接合体で1より大きいが，体長の増大とともに1に近づくことを報告している。Koehn（1970）によれば，北米産淡水魚 *Catostomus clakii* の血清エステラーゼの遺伝子型 Es–I$^{a/a}$ は高温で，Es–I$^{b/b}$ は低温で，また Es–I$^{a/b}$ は中間の温度で高い活性を示した。自然集団におけるこれら3型の出現率は，高温域の低緯度では高温活性増大型の Es–I$^{a/a}$ が高頻度で，Es–I$^{b/b}$ は低頻度で出現し，緯度の変化とともに多型の相対頻度は変化して低温域の高緯度では低緯度とは逆の出現比率を示したとしている。Sugita and Fujio（1982）は養殖マガキ（*Crassostrea gigas*）のアスパラギン酸アミノトランスフェラーゼのヘテロ接合体の生残率が高く，一方のホモ接合体の成長が良いことを報告している。藤尾ほか（1985）はヒラメ（*Paralichthys olivaceus*）の天然集団と放流集団の肝臓中のイソクエン酸脱水素酵素を分析し，天然集団ではホモ接合体過多が観察され，放流集団ではヘテロ接合体過多及びヘテロ接合体の成長の良いことを報告している。このように遺伝

子型の分離比及び成長などを集団レベルで検討した報告は他にもあるが，天然集団と養殖或いは放流集団との間では再生産に関与している親魚数の点で遺伝子型頻度の解釈が異なってくる。天然集団の場合は次世代の生残率の低いことが多く，対象とする群に関与した親魚数の多いことが推測できる。それ故，天然集団で観察される遺伝子型の期待値からのずれには，無作為な交配が行われなかったことよりも遺伝子型間の生残率の違いが起因する可能性が高いであろう。一方，養殖・放流集団の場合は種苗生産技術の向上に伴って次世代の生残率が高いことから，種苗生産に用いる親魚数は少なくてすむ。再生産に関与した親魚数が少なければ，遺伝子型間の生残率の違いのほかに，無作為な交配が行われなかったことが遺伝子型の分離比にずれを生じさせる大きな原因となりうる。特に，種苗生産を行って遺伝子型間の生残率の違いを検討する場合には，雌雄1：1の交配を複数組行って分離比を求める必要がある。このような交配試験で遺伝子型の分離比に有意差が認められた例として，アコヤガイのLAPアイソザイムで1組中1組（Wada 1975），European graylingのm–MEPアイソザイムで8組中1組（Ring *et al*. 1994），アメリカ産ナマズのmAH，PGM，UGHUTアイソザイムでそれぞれ18組中2組，15組中1組，5組中2組（Morizot *et al*. 1994）があげられる。本研究では，PGMアイソザイムの遺伝子型の分離比において，期待値との間に統計学的な差が認められたのは8組中3組であった。その内訳は，bc × bcの組み合わせの3組中1組，bc × ccの2組中1組，bb × bcの1組中1組であり，特定の組み合わせでいつも有意差が認められたわけではない。有意差が認められた交配組における各遺伝子型の期待尾数に対する出現尾数は，交配組2では遺伝子型bbが多く，遺伝子型bc及びccは少ない。交配組8では遺伝子型bbが多く，bcが少なく，交配組9では遺伝子型bcが多く，遺伝子型ccが少ない。このように特定の遺伝子型の生残率が期待値に比べて良いという結果は得られなかった。IDHアイソザイムでは5組中1組に有意差が認められ，それはNF × NFの4組中の1組であった。PGMアイソザイム同様，特定の遺伝子型が期待値より多いとか少ないとかという傾向は認められなかった。

交配組間の平均体長及び平均体重には大きな違いが認められたが，同一の交配組内の遺伝子型間では統計学的な差は認められなかった（Table 3，4）。一方，肥満度ではPGMアイソザイムの24の遺伝子型間のうち6遺伝子型間で，IDHアイソザイムの13の遺伝子型間のうち4遺伝子型間で有意差が認められたが，遺伝子型の分離比同様に特定の遺伝子型の肥満度が大きいとか小さいとかといった傾向は認められなかった。遺伝子型の分離比と同様に遺伝子型間の肥満度に違いを生じさせる要因として飼育環境が考えられるが，どの環境要因が主な影響を与えたかの特定はできない。本研究では，飼育施設の関係で各交配組を同一施設でしかも同一時期に飼育できなかったことがその特定を妨げた原因の一つとして考えられなくもないが，おそらく環境要因が遺伝子型の分離比及び成長へ複雑に関わっているにちがいない。一方，遺伝子型の分離比を求める際の分析尾数が103～160尾と少なく，標本抽出誤差による可能性も否定できない。トラフグを高密度で飼育する場合，噛み合いが生じ，病気が発生するために，体長10 cmサイズを各交配組ごとに数百尾或いは千尾以上飼育することは難しく，この問題についてもなかなか克服できないであろう。何れの原因にしろ，トラフグ，European grayling，アメリカ産ナマズ及びアコヤガイにおいて，遺伝子型頻度に期待値からのずれが生じたこと，トラフグの遺伝子型間で肥満度に違いが認められたこと，また，集団レベルでも時折分離比及び成長において遺伝子型に違いが認められることは，アイソザイムが環境に対して中立であるという説が必ずしも成立していないことを示すものであろう。本研究ではPGM，IDH及びMDHアイソザイムが推測通りの様式で遺伝することを証明できたが，遺伝子型の分離比及び成長については終始一貫した法則性を見いだすことができなかった。今後，飼育環境を厳しく制御及び把握できる状態でアイソザイム或いは他の遺伝形質の遺伝子型の生残率や成長の違いを明らかにし

て行けば，系群研究や産卵群構造研究に役立つような基礎的知見が得られるであろう。

文　献

Crozier, W. W. and I. J. J. Moffett, 1990: Inheritance of allozymes in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Aquaculture, **88**, 253–262.

藤尾芳久，佐々木信行，佐々木　実，小金澤昭光，1985：ヒラメのイソクエン酸脱水素酵素アイソザイムによる自然集団と放流集団との差異．東北水研報，(47), 51–57.

Fujino, K. and T. Kang, 1968: Transferrin groups of tunas. Genetics, **59**, 79-91.

堀　勝治，1994：アイソザイムの分子生物学ー酵素・タンパク質の分子多様性を生み出すメカニズムと機能を探るー．共立出版，東京，254 pp.

Koehn, R. K., 1970: Functional and evolutionary dynamics of polymorphic esterase in catostomid fishes. Trans. Amer. Fish. Soc., **99**, 219-228.

Markert, C. L., 1963: Lactate dehydrogenase isozymes: dissociation and recombination of subunits. Science, N. Y., **140**, 1329–1330.

Morizot, D. C., M. E. Schmidt and G. J. Carmichael, 1994: Joint segregation of allozymes in catfish genetic crosses: Designation of *Ictalurus punctatus* linkage group I. Trans. Amer. Fish. Soc., **123**, 22–27.

Ring, O., H. Jansson, T. Ost and T. Andersson, 1994: Inheritance of allozymes in the European grayling (*Thymallus thymallus* L.). Hereditas, **120**, 159–163.

佐藤良三，中　賢治，神谷直明，1994：アイソザイム遺伝子を指標とした放流試験と産卵場調査．月刊海洋，**26**, 505–509.

佐藤良三，東海　正，阪地英男，1991：瀬戸内海におけるトラフグ系統群について（予報）．漁業資源研究会議・西日本底魚部会報，(19), 77–89.

佐藤良三，1997：集団遺伝学的手法による系群解析．トラフグの漁業及び資源管理（多部田　修編），恒星社厚生閣，東京，pp. 41–52.

Sugita M. and Y. Fujio, 1982: Effects of genotypes at Aat-1 locus on the survival and growth rates in the cultured oyster. Tohoku J. Agri. Res., **33**, 42–49.

Wada, K.T., 1975: Electrophoretic variants of leucine aminopeptidase of the Japanese pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould). Bull. Natl. Pearl Res. Lab., **19**, 2152–2156.

1997年 1 月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 第53号 (Contribution No. A53 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
佐藤良三：南西海区水産研究所　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石 2–17–5 (R.Sato: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)
神谷直明：尾鷲農林事務所　〒591–36　三重県尾鷲市中井浦 1161 (N. Kamiya: Owase Agriculture, Forestry and Fisheries office, 1161 Nakaiura, Owase, Mie 519-36, Japan)
岡田一宏：三重県尾鷲栽培漁業センター　〒519–39　三重県尾鷲市古江 811-1 (K. Okada: Mie Prefecture Fish Farming Center, Owase, 811–1 Furue, Owase,Mie 519–39, Japan)
鯉江秀亮：愛知県水産試験場内水面漁業研究所弥富指導所　〒498　愛知県海部郡弥富町大字前ケ須新田字野方 801–2 (H. Koie: Yatomi Station, Freshwater Resources Center, Aichi Fisheries Research Institute, Yatomi, Ama, Aichi 498, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 101–113 (1997)

天然トラフグにみられる間性生殖腺の組織学的検討

鈴 木 伸 洋

Histological Study on Intersexual Gonads Observed in Wild Tiger Puffer, *Takifugu rubripes*

Nobuhiro Suzuki

Intersexual gonads of wild tiger puffer, *Takifugu rubripes* (Temminck et Schlegel), which had body weights of 346 g (an immature fish) and 7,012 g (a mature fish) were studied using histological and morphological criteria. These puffers were caught by long lines at Hotojima Island, Bungo Channel, on January 30, 1996 and in the Japan Sea off Yamaguchi Prefecture, on February 4, 1996, respectively. The hermaphrodite immature fish found out of 209 specimens examined. The hermaphrodite one externally had small-sized testis-like organs concentrated on the surface of the tips of the ovaries.

While the hermaphrodite gonad of the mature puffer was externally separated by thin membranes into four parts of ovary-like and testis-like organs, the organs histologically were intermingled. Most of the ovary-like organ consisted of ova in the germinal vesicle stage, and decaying ova were also found. But spermatocytogenesis in the testis-like organ was present at the secondaryspermatocytal stage and the spermatozoa were indistinct. Hypertrophied intermuscular connective tissue on the gonadal membrane and the primodial germ cells found in the tissue occurred characteristically in both the immature and mature hermaphrodite gonads. Whether the hermaphrodite gonads found in wild puffers differentiated as gonadal germ cells irrespective of their genetic sex or is not clear, but the intersexual gonads were concluded as an abnormal hermaphroditism according to the histological phase.

Key words: tiger puffer, intersexual gonad, abnormal hermaphroditism

魚類は一般的に雌雄異体であると考えられてきたが，近年になって硬骨魚類では正常な機能的雌雄同体現象が普遍的に存在することが明らかになり，高等脊椎動物の性決定機構が主に遺伝的であるのに対して，硬骨魚類の雌雄性の現れ方はその種の生活史や繁殖生態などに関連して複雑であることが知られるようになった（Atz, 1964）。トラフグ *Takifugu rubripes*（Temminck et Schlegel）は，漁業・養殖の対象として重要な魚種の一つで，養殖および種苗生産・放流が盛んに行われている。本種の生殖腺において，卵巣は猛毒を有するのに対して精巣（白子）は無毒で食用として珍重され，その市場価値は高い。そして，本種の成魚の生殖腺にはしばしば雌雄同体現象が見い出されるために，食品衛生上の関心からその生殖腺の毒性に関する報告がみられる（北濱，1984）。しかし，成魚（成熟期）の雌雄同体現象（間性生殖腺）を組織学的に詳細に検討した例は少なく，未成魚（未成熟期）のそれについては報告がみられない。今回，成魚および未成魚の天然トラフグから雌雄同体個体が発見されたので，これらについて組織学的に検討し，本種にみられる雌雄同体現象の特徴とその繁殖生理学的な意味について考察した。

材料および方法

供試魚は，1996年 1 月30日に豊後水道の保戸

島沖のフグ延縄で漁獲された全長 253.25 mm，体重 346.08 g の未成魚と 1996年 2 月 4 日に山口県沖の日本海の（正確な位置は不明）フグ延縄で漁獲された全長 589 mm，体重 7,012 g の成魚である。保戸島の未成魚では漁獲後約 6 ヶ月間冷凍保存されていた個体を開腹して生殖腺を凍結したままで摘出し，10% 中性緩衝ホルマリン（pH 7.4，ホルムアルデヒド含量 4%）液中で解凍，十分に固定した。また，山口県沖の成魚個体では活魚のままで生殖腺を摘出して一晩冷凍後に同液中で解凍，十分に固定した。そして，いずれの生殖腺も生殖腺重量を計測後に肉眼的所見と写真撮影を行った。生殖腺の組織標本は，Fig. 1 の 1～9 に示した部位を未成魚では 5 mm 角大，成魚では 10 mm 角大の組織片に切り出して最終濃度が 10% の中性緩衝ホルマリン液（pH 7.4）で再固定した。そして，アルコール系列によって脱水，約 5 μm の連続切片にし，マイヤーのヘマトキシリン・エオジン重染色を施して生殖腺の組織学的形態を光学顕微鏡で観察した。また，これらの間性生殖腺と正常な生殖腺との間で生殖腺重量，生殖腺指数（GSI ＝生殖腺重量 X100/体重）および組織学的形態を比較するために，未成魚については豊後水道の間性生殖腺をもった個体が混獲された保戸島の 1996年 1 月 30 日～2 月 8 日と保戸島に近接する日振島の 1995年 2 月 21 日～2 月 23 日のフグ延縄で漁獲された合計 208 個体（全長 218.20～310.32 mm，体重 220.13～478.40 g），また成魚については伊勢湾口の安乗沖のフグ延縄で 1995年 2 月 28 日（産卵盛期約 2 ヶ月前）に漁獲された 10 個体（全長 432～480 mm，体重 1,893～2,222 g)と瀬戸内海の走島の定置網で 1995月 4 月 24 日（産卵盛期約 1ヶ月前）に漁獲された 8 個体（全長 430～640 mm，体重 1,380～6,310 g）の生殖腺を上述した方法で処理して用いた。また，数値の検定は ANOVA を用いた。

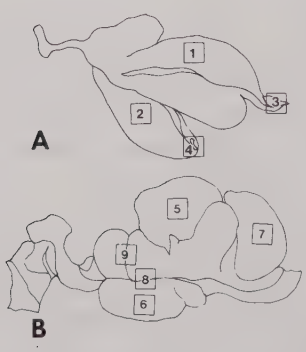


Fig. 1. Diagrammatically drawings of 9 parts of the gonads histologically examined in the hermaphorodite tiger puffers, *Takifugu rubripes*, caught by long lines at Hotojima Island, Bungo Channel(A) and in the Japan Sea off Yamaguchi Prefecture (B).

結　　果

未成魚の間性生殖腺の外部形態と生殖腺重量　未成魚の正常な生殖腺は，偏平な長楕円状の組織が膀胱を挟んで前・中部でほぼ相称な左右両葉に分かれ，後部で左右が癒合する。卵巣は淡黄白色の半透明な組織で，左右両葉の背部には生殖腺間膜付近に各 1 本の動脈が存在し，これから分岐した血管網が生殖腺組織の全体に亘って分布することが外部から肉眼ではっきりと確認できるのに対して，精巣は乳白色不透明な組織で，この部分での血管網の存在は外部から確認することが困難であった。これらと比較して，間性生殖腺は肉眼的に卵巣に類似した様相を示したが，全体的に淡黄白色の半透明の偏平な長楕円状の組織が膀胱を挟んで前・中部でほぼ不相称な左右両葉に分かれて後部で左右が癒合し，左右両葉の先端部に米粒状の乳白色不透明な組織塊が認められ，組織全体に亘って血管網の存在を外部から確認することが困難であった（Fig. 2A）。

間性生殖腺の重量は，1.11 g，GSI は 0.32 であった。この間性生殖腺をもった個体が採集された豊後水道の同時期の未成魚の正常な卵巣および精巣の平均 GSI はそれぞれ 0.23（N = 65，0.08～0.30），0.16（N = 143，0.03～0.91）で，間性生殖腺のそれとは 5% の危険率で有意差が認められなかった。

未成魚の間性生殖腺の組織学的特徴　間性生殖腺をもった個体が採集された豊後水道の同時期の未成魚の正常な卵巣と精巣は，一般の硬骨

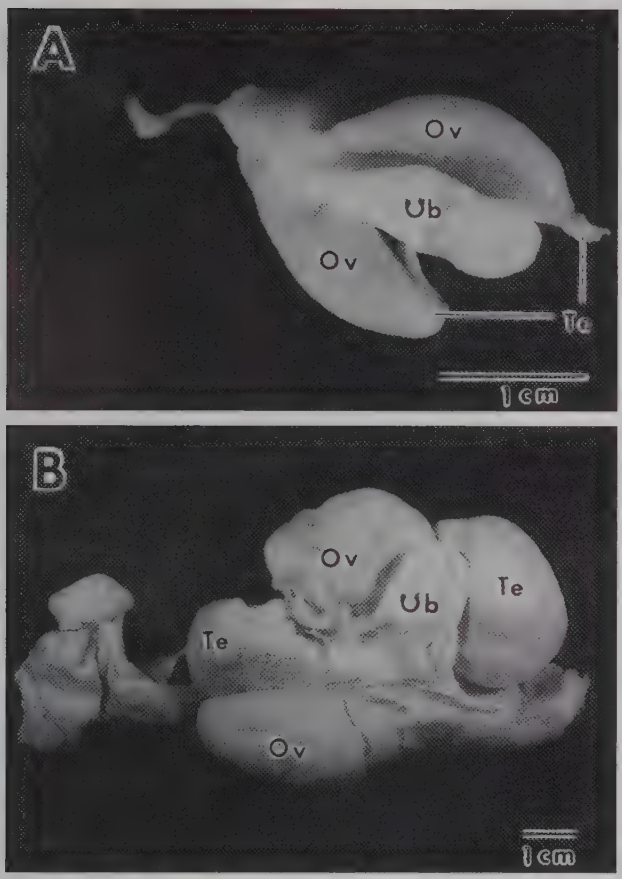
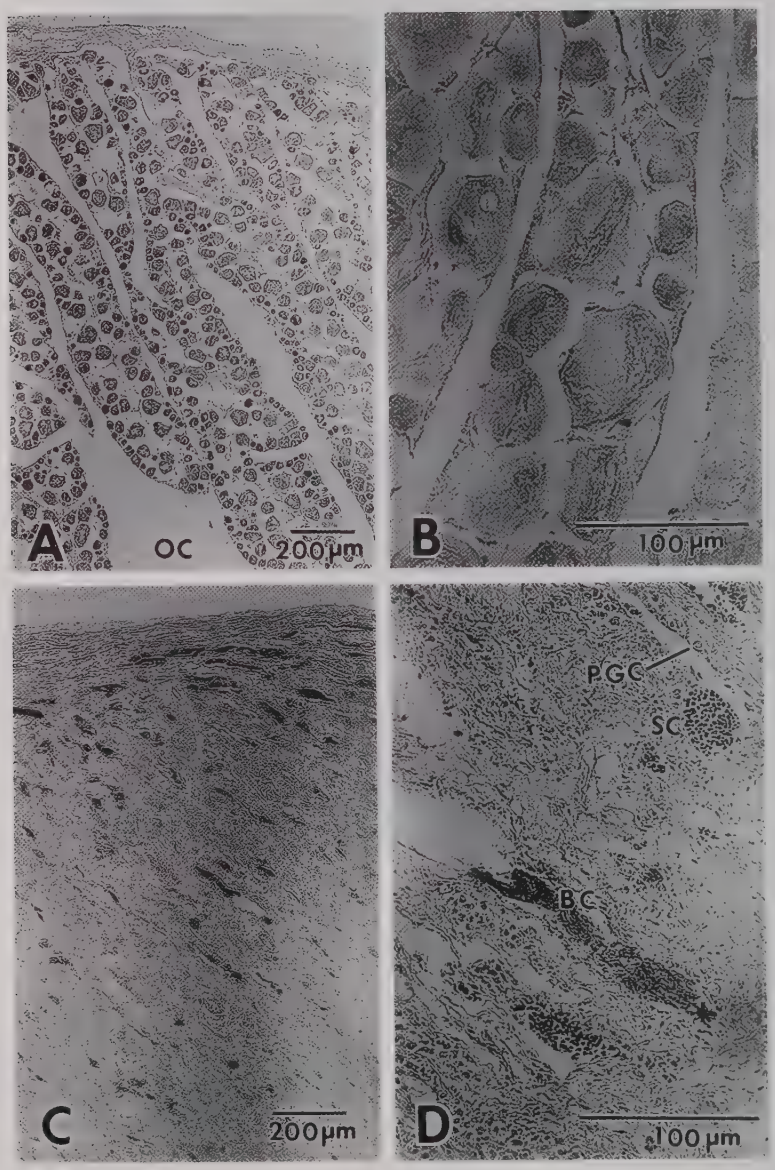


Fig. 2. External features of the gonads in the hermaphorodite tiger puffers, *Takifugu rubripes*, caught by long lines at Hotojima Island, on January 30, 1996 (A) and in the Japan Sea off Yamaguchi Prefecture, on February 4, 1996 (B). Ov: ovaries, Te: testes, Ub: urinary bladders.

魚の基本的な生殖腺の組織構造を呈していた。すなわち，卵巣は薄い組織性の皮膜に覆われ，生殖腺の実質部では正中側の皮膜部より体壁側に向かって多数の卵巣薄板が伸び，その薄板内には染色仁期から複糸期の第一次卵母細胞が充満し，明瞭な卵巣腔を有していた（Fig. 3A, B）。精巣は，薄い結合組織性の皮膜に覆われ，これに連続して結合性組織が生殖腺実質の殆どの部分を占め，結合性組織の間隙に多数の血管が開口して，ところどころに第一次精母細胞の包嚢が認められた（Fig. 3C, D）。これに対して，肉眼的に間性生殖腺の卵巣様組織部分と考えられた Fig. 1A の部位 1 および 2 では，生殖腺の実質部が正中側の皮膜部より体壁側に向かって厚い結合性の組織部分とこれに連続して伸びた薄板様構造から成り，その薄板様構造内には染色仁期から複糸期の第一次卵母細胞が存在し，明瞭な卵巣腔が認められた（Fig. 4A, B）。しかし，厚い結合性組織内には精原細胞と考えられる生殖細胞が散在あるいはそれらが集合した状態で存在し（Fig. 4C, D），その細胞の周辺には一層の上皮細胞で裏打ちされた管状の内腔として，複数の輸精管が見い出された（Fig. 4E）。また，生殖腺の左右両葉の先端部に存在した米粒



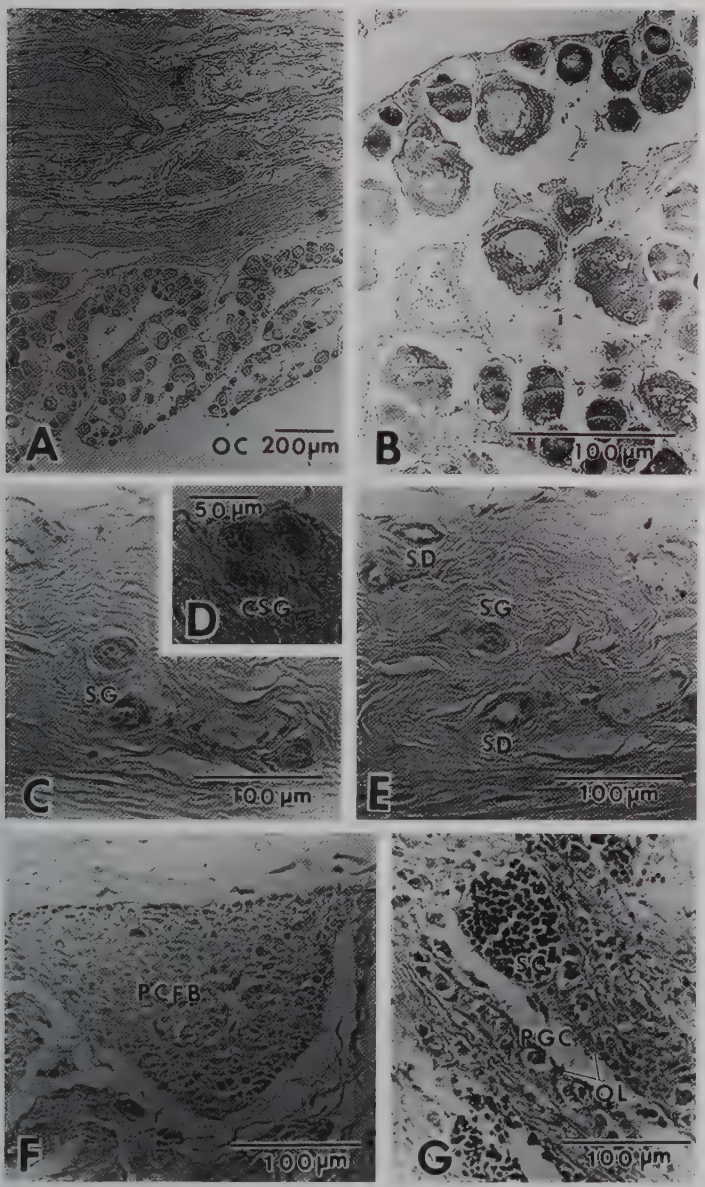
Figs. 3A–D. Cross sections of the normal gonads of immature tiger puffers, *Takifugu rubripes*, caught by long lines at Hotojma Island on January 30, 1966.

Fig. 3A. Ovary in an immature fish, 310.32 mm TL, OC: ovarian cavity.

Fig. 3B. Enlarged figure of the gonad shown in Fig. 3A. Note many oocytes at peri-nucleolus and diplotene stages arranged on the ovarian lamellae.

Fig. 3C. Testis in an immature fish, 298.35 mm TL.

Fig. 3D. Enlargement of the gonad shown in Fig. 3C. BC: blood capillary, PGC: primordial germ cell, SC: cluster of spermatocytes.



Figs. 4A–G. Cross sections of the immature hermaphorodite tiger puffer, *Takifugu rubripes*, 253.25 mm TL, caught by long lines at Hotojima Island on January 30, 1966.

Fig. 4A. Hermaphorodite gonad in the parts 1 and 2 of Fig. 1A. OC: ovarian cavity

Fig. 4B. Enlarged figure of the ovary like-organ in Fig. 4A. Note many oocytes at peri-nucleolus and diplotene stages arranged on the ovarian lamellae.

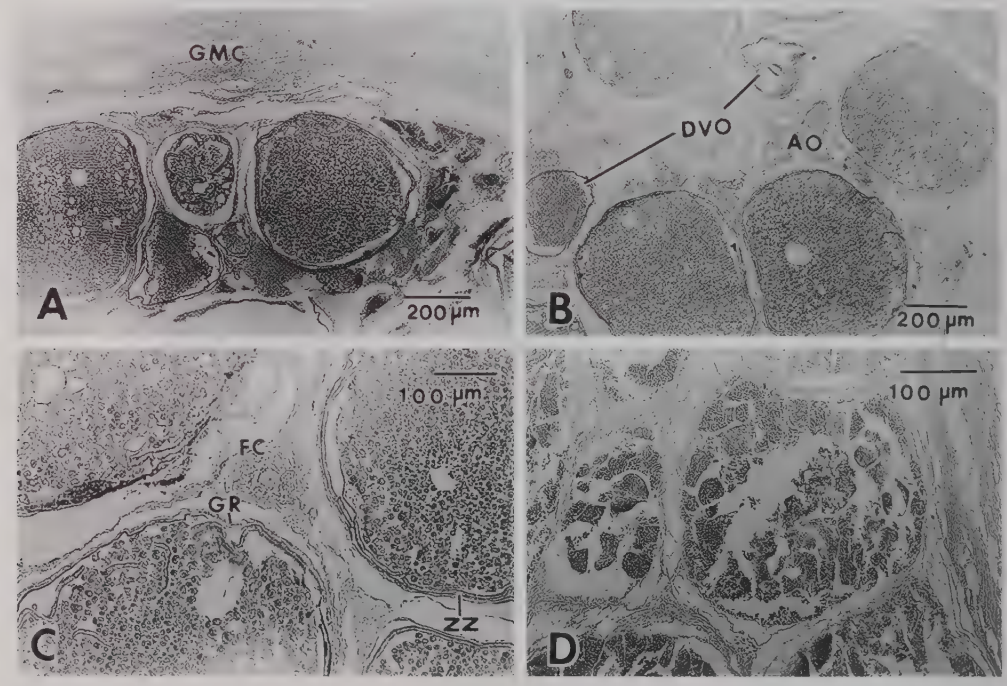
Figs. 4C–E. Enlarged figures of the testis like-organ in Fig. 4A. CSG: cluster of spermatogonia, SD: sperm ducts, SG: spermatogonum.

Figs. 4F, G. Testis like-organ in the parts 3 and 4 of Fig. 1A. Note primodial germ cell (PGC) and cluster of spermatocytes (SC) appeared in ovigerous lamellae (OL). PCFB: cluster of presumptive fibroblasts.

状の乳白色不透明な組織塊を含むFig. 1Aの部位3および4は組織学的には，その組織塊が筋原細胞集合体と推定される充実性組織として認められ（Fig. 4F），これに続く結合性組織内には正中側の皮膜部より体壁側に向かって部分的に細長い間隙が形成され，この部分で卵巣薄板様構造を呈して，ところどころに始原生殖細胞と第一次精母細胞の包嚢が認められた（Fig. 4G）。以上のように，未成魚の間性生殖腺は肉眼的には卵巣に類似した形態を示すものの組織学的には雌雄両性の生殖腺要素が混在していた。

成魚の間性生殖腺の外部形態と生殖腺重量

成魚の正常な生殖腺は，偏平で肥大しており，その前・中部で楕円球状の組織が膀胱を挟んで不相称な左右両葉に分かれ，後部で左右が癒合する。卵巣は淡黄白色の半透明な組織で，左右両葉の背部の生殖腺間膜付近に各1本の太い動脈から分岐した血管網が生殖腺組織の全体に亘って分布し，卵粒の存在が外部から確認できた。精巣は乳白色不透明な組織で，左右両葉の背部の生殖腺間膜付近に各1本の太い動脈が認められるもののこれから分岐した血管網は細く，その存在を外部から確認することが困難であった。これに対して，間性生殖腺は外観上は不相称な4つの組織塊に分葉する不規則な形状を呈していた。すなわち，卵粒と血管網の存在が外部から認められる淡黄白色の半透明な組織塊として卵巣様組織が膀胱を挟んで左右に存在し，また，卵粒と血管網の存在が外部から認められない乳白色不透明な組織塊として精巣様組



Figs. 5A–D. Cross sections of the organ in the parts 5 and 6 of Fig. 1B of the mature hermaphorodite tiger puffer, *Takifugu rubripes*, 589.48 mm TL, caught by long lines at the Japan Sea off Yamaguchi Prefecture on February 4, 1966.

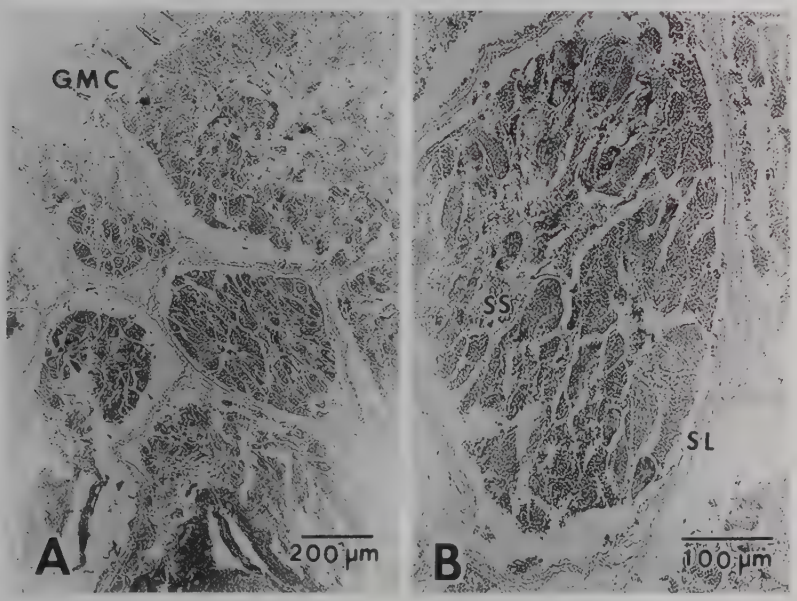
Fig. 5A. Hermaphorodite gonad. GMC: gonadal intermuscular connective tissue.

Fig. 5B, C. Enlarged figure of the ovary like-organ in Fig. 5A. Note many oocytes at germinal vesicle stage appeared. AO: adenocystic ova, DVO: degenerative vitellogenic oocytes. FC: follicle cell, GR: granulosa, ZZ: zona radiata.

Fig. 5D. Enlarged figure of the testis like-organ in Fig. 5A. Note secondary spermatocytes appeared in the seminal lobules.

織が膀胱を挟んでその前後に位置していた（Fig. 2B）。この間性生殖腺の重量は，169.71 g，GSI は 2.24 であった。伊勢湾口の安乗沖の 1995年 2 月 28 日（産卵盛期約 2 ヶ月前）に漁獲された成魚の正常卵巣の平均 GSI の 10.23（N = 6，2.3～12.9）および正常精巣の平均 GSI の 25.64（N = 4，22.3～30.0）また，走島の1995月 4 月 24 日（産卵盛期約 1 ヶ月前）に漁獲された成魚の正常卵巣の平均 GSI の 21.71（N = 5，17.2～25.4）および正常精巣の平均 GSI の 16.9（N = 3，14.1～20.9）と比較するとこの間性生殖腺の GSI の値は 5% の危険率で有意に小さかった。

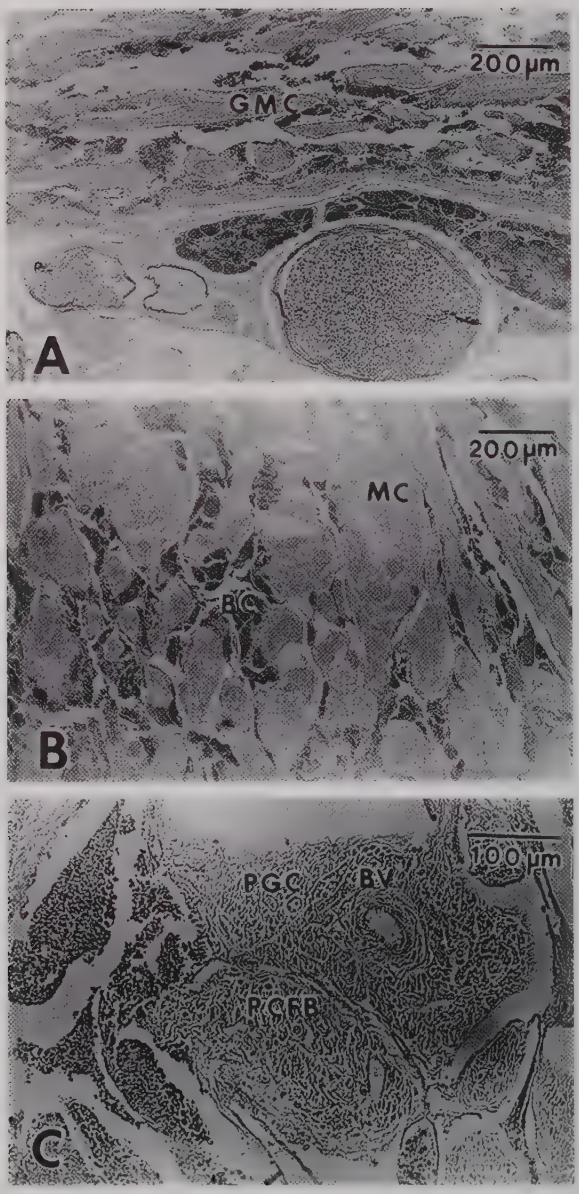
成魚の間性生殖腺の組織学的特徴　肉眼的には卵巣組織と推察された Fig. 1B の部位 5 および 6 では，やや厚い結合組織性の生殖腺皮膜に覆われて，正中側の皮膜部側にわずかに雄性生殖細胞の包嚢が認められた（Fig. 5A）ほかは生殖腺実質の大部分は，胚胞移動期の卵母細胞で占められていた（Fig. 5B）。卵細胞には顆粒膜細胞と放射帯が明瞭に認められ，その周囲には濾胞細胞が存在し（Fig. 5C），その卵細胞の間には退行変性卵の残渣や黄褐色小体などが認められた（Fig. 5B）。また，雄性生殖細胞の包嚢部分は精小嚢を形成し，その小嚢内は第 2 次精母細胞で満たされていた（Fig. 5D）。肉眼的には精巣組織と推察された Fig. 1B の部位 7 は，薄い結合組織性の皮膜に覆われ，これに続く生殖腺実質部は雄性生殖細胞の包嚢が集合した精小嚢によって占められ（Fig. 6A），精小嚢内には第 2 次精母細胞が充満し（Fig. 6B），明らかに雌性とみなされる生殖細胞の混在はみられなかった。肉眼的に卵巣組織と精巣組織との境界付近と考えられた Fig. 1B の部位 8 および 9 では，生殖腺皮膜が厚い結合組織層を形成しており，雌雄両性の生殖腺実質細胞がこれに連続していた（Fig. 7A）。この皮膜層は，筋線維の束が縦横多



Figs 6A, B. Cross sections of the organ in the part 7 of Fig. 1B of the mature hermaphorodite tiger puffer, *Takifugu rubripes*, 589.48 mm TL, caught by long lines in the Japan Sea off Yamaguchi Prefecture on February 4, 1996.

Fig. 6A. Testis like-organ. Note thin gonadal intermuscular connective tissue (GMC) appeared.

Fig. 6B. Enlarged figure of the testis like-organ in Fig. 6A. Note secondary spermatocytes (SS) appeared in the seminal lobules (SL).



Figs. 7A, B, C. Cross sections of the organ in the parts 8 and 9 of Fig. 1B of the mature hermaphorodite tiger puffer, *Takifugu rubripes*, 589.48 mm TL, caught by long lines in the Japan Sea off Yamaguchi Prefecture on February 4, 1996.

Fig. 7A. Hermaphorodite gonad. GMC: gonadal intermuscular connective tissue.

Fig. 7B. Enlarged figure of the gonadal intermuscular connective tissue in Fig. 7A. Note the tissue consisted of the cruster of intermuscular connective fibers (MC) and blood capillaries (BC).

Fig. 7C. Cluster of presumptive fibroblasts (PCFB) in the gonadal intermuscular connective tissue. BV: blood vessel, PGC: primodial germ cell.

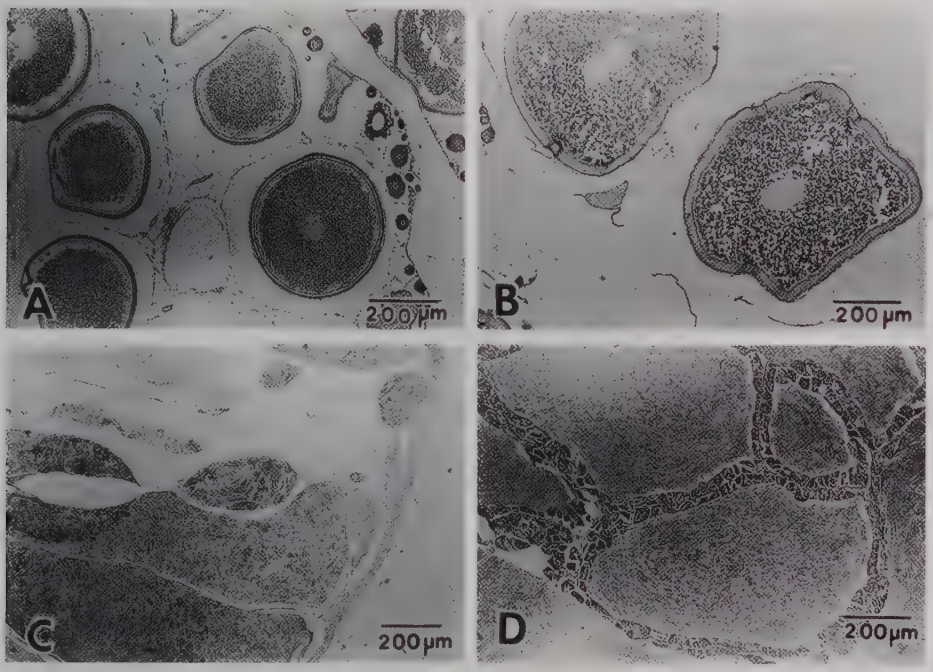


Fig. 8A. Cross section of the normal ovary of the mature tiger puffer, *Takifugu rubripes*, 480.0 mm TL, caught by long lines at Ise Bay, Mie Prefecture, on February 28, 1995. Note many vitellogenetic oocytes appeared in the ovigerous lamellae.

Fig. 8B. Cross section of the normal ovary of the mature tiger puffer, *Takifugu rubripes*, 640.0 mm TL, caught by set nets at Hashirijima Island, Seto Inland Sea, on April 24, 1996. Note many vitellogenetic oocytes appeared in the ovigerous lamellae.

Fig. 8C. Cross section of the normal testis of the mature tiger puffer, *Takifugu rubripes*, 432.0 mm TL, caught by long lines at Ise Bay in Mie Prefecture, on February 28, 1995. Note spermatozoa appeared in the seminal lobules.

Fig. 8D. Cross section of the normal testis of the mature tiger puffer, *Takifugu rubripes*, 430.0 mm TL, caught by set nets at Hashirijima Island in Seto Inland Sea, on April 24, 1996. Note spermatozoa appeared in the seminal lobules.

層に配列した形状を呈しており，筋線維の束の間隙に毛細血管が多数開口していた（Fig. 7B）。また，この部分にはところどころに筋原細胞が集合した包嚢がみられ，太い血管と始原生殖細胞が観察された（Fig. 7C）。

比較に用いた伊勢湾口の安乗沖および走島で漁獲された成魚の正常な生殖腺実質の組織学的観察では，卵巣はほとんどが卵黄球期の生殖細胞で占められ（Fig. 8A, B），精巣は各発育段階の雄性生殖細胞が集合した精小嚢によって占められ，その精小嚢内には精子の形成が観察された（Fig. 8C, D）。

考　　察

今回の豊後水道の未成魚では，組織学的に観察した209個体のうち1個体に雌雄同体が見い出され（検出率約0.5%），これと正常個体との間で5%の危険率でGSIに有意差が認められず，生殖細胞の成熟度も同様であった。GSIの値ならびに生殖細胞の成熟度などから判断して，間性生殖腺の成長は未成熟期には正常な生殖腺と著しい違いがみられないものと考えられた。北濱（1984）は，香川県三本松から入手したトラフグの中に，偶然にも精巣（白子）と卵巣（真子）を合わせもつ雌雄同体個体を発見

し，それ以後4年間に亘って東シナ海，淡路，天草，和歌山，愛媛，徳島，長崎のトラフグ5,727個体の中から雌雄同体の17個体が検出（検出率0.3%）されたことを報告している。また，山口県外海水産試験場（未発表）では，東シナ海ならびに日本海産のトラフグ約570個体の生殖腺を7年間に亘って調査したところ雌雄同体10個体（検出率約1.8%）を見い出している。これらの雌雄同体個体の体重（北濱，1984では，1,350～2,710 g，山口県外海水産試験場では，1,257～1,712 g）から判断して全てこれらの個体は成魚と推察され，平均GSIはそれぞれ15.1（0.67～23.5）と6.3（0.17～16.7）であった。成魚のGSIの値は季節によって変化し，北濱（1984）の個体の採集月は不明であるため，今回の山口県沖の日本海の成魚の間性生殖腺のGSIの値とは直接的に比較することはできない。しかし，山口県外海水産試験場の個体の採集月は1月で，今回の雌雄同体個体および比較に用いた伊勢湾口の安乗沖ならびに走島の正常成魚個体とでは，いずれもほぼ産卵期の個体という点で共通しており，これらの間でGSIの値が著しくかけ離れているとは考え難い。そこで，これらを比較すると雌雄同体生殖腺のGSIの値はこれらでほぼ類似し，上記の正常個体のそれとでは有意に小さかった（5%の危険率）。また，生殖細胞の成熟度では，今回の間性生殖腺の雌性生殖細胞が胚胞移動期であったが，雄性生殖細胞のそれは精母細胞期であった。間性生殖腺の雌性生殖細胞が正常個体のそれよりも進んでいたのは，今回の雌雄同体個体の採集月が山口県沖の日本海ではほぼ産卵盛期に相当するものと推定されるのに対して，正常個体の採集月が産卵盛期よりかなり早い時期であったためと考えられた。トラフグの正常な生殖細胞の成熟は，今回観察されたように産卵盛期よりかなり早い時期に精子が形成されるのに対して，卵の最終成熟は産卵盛期の短時間で行われることが知られている（鈴木，未発表）。このように成熟期の間性生殖腺の成長は，GSIの値ならびに精子の形成がみられないことなどから判断して，正常なものに比べて劣っていることが示唆された。

北濱（1984）は，間性生殖腺を外部形態から，1）卵巣と精巣がほぼ同じ量でついているもの，2）卵巣部分が大きく一部に精巣がついているもの，3）精巣部分が大きく一部に卵巣がついているもの，4）一見して卵巣であるがその中に精巣部分が癒合しているもの，5）一見して精巣であるがその中に卵巣部分が癒合しているものの5つに分けた。加えて，組織学的に両性の生殖腺実質の境界部が結合組織性の膜で完全に分割されているもの，境界膜が不完全で両性の生殖腺実質が種々混在するものおよび境界膜が全く存在しないものがあることを報告し，これらの特徴をもつ間性生殖腺のテトロドキシンの単位測定をしたところ，毒量・毒力・毒の分布が異なることを確認し，これが両性の生殖腺実質の境界部における膜の不完全さにあると推定している（北濱ほか1978）*1。今回の間性生殖腺では，外部形態的に未成魚のものが北濱（1984）の言う4），そして成魚のものが1）にそれぞれ相当すると考えられたが，組織学的にはいずれも生殖腺皮膜の結合組織に肥厚がみられ，この部分に始原生殖細胞や雄性生殖腺要素である輸精管などが観察され，これに連続して生殖腺実質部に両性の生殖細胞の混在が認められることが特徴であった。硬骨魚類の生殖腺は腹腔上皮に起源する体細胞の生殖隆起の発達に伴い，その中に始原生殖細胞が入り込んで，幼期の未分化生殖腺が形成される（隆島・会田1984）。トラフグにおいてもこのことは例外ではなく（松浦ほか1994，鈴木ほか1996），始原生殖細胞や雄性生殖腺要素が今回の間性生殖腺の生殖腺皮膜の結合組織に認められることは組織学的には矛盾しない。そして，天然の幼魚期のトラフグの性比を組織学的に調べた結果から，幼時雌雄同体現象や幼時間性現象は全く観察されず（鈴木ほか1996），人工種苗を用いた初期生殖腺の形態形成を調べた研究でも80日齢までの幼期に

*1 北濱喜一・宮里　昴・谷口　繁・野田　勉，1978: 雌雄同体トラフグの性腺に於ける毒性について(2). 日本食品学会第36回学術講演要旨集，p. 32.

雌雄の区別がはっきりした生殖腺構造や生殖細胞が形成される（松浦ほか 1994，鈴木ほか 1996）ことから本種は雌雄異体であると考えられる。

Atz（1964）が提唱した魚類の雌雄同体現象および間性現象に関する定義によれば，魚類において雌雄がそれぞれ別の個体に分離されるのを雌雄異体現象（gonochorism）といい，雌雄が同一個体に現れるのを雌雄同体現象（hermaphroditism）とする。そして，雌雄同体現象がある種またはある個体群に属する全部あるいは大多数の個体に共通かつ普遍的に出現し，しかもその種の正常な生活史の一過程として雌雄同体現象が現れる場合を正常または正規的雌雄同体現象（normal hermaphroditism）として取り扱い，雌雄同体現象を現す個体数が少ないか希であって，その雌雄同体現象が種の生活史において正常性をもたない場合を奇形的雌雄同体現象（abnormal hermaphroditism）として取り扱うとした。この定義に従えば，トラフグの雌雄同体現象は奇形的雌雄同体現象とみなされる。トラフグでは，鰓蓋部に卵巣様組織が転移した例も報告されており（Tabeta and Terasaki, 1987），雌雄同体現象はおそらく偶発的に生じるものと推察される。そして，鈴木（1989）は，性機能の如何にかかわらず，硬骨魚類の雌雄異体種の性成熟した個体に出現する生殖腺の間性現象はニシン *Clupea pallasii*，コイ *Cyprinus carpio*，サケ *Oncorhynchus keta*，マダラ *Gadus macrocephalus* などにみつかっており（藤井 1988，鈴木 1989），フグ類ではトラフグの他にヒガンフグ *Takifugu pardalis*，マフグ *T. porphyreus*，カラス *T. chinensis* でも検出される（北濱 1984）などそれほど珍しいものではなく，水産重要種に多く出現する印象を受けるのは，あるいは，それが人目に触れる機会が多いからであろうとしている。トラフグの場合も過去の事例にみられるように生殖腺の異常は全て成魚での報告である。これは本種の成熟した生殖腺が食品として珍重されるために発見され易いことが考えられる。しかし，今回のようにトラフグでは未成魚ですでに間性現象が認められ，その間性生殖腺は雌雄の生殖要素を包含していることから，個体の生涯のうち幼期に一方の性を現していた生殖腺内に他方の性要素が偶発的に出現して間性現象を現したものと考えられ，性成熟に伴って両性要素が発達し，産卵期に同調して生殖細胞が成熟に向かうものと推定された。しかし，今回の個体が繁殖期に雌または雄のいずれかの性機能を果たすのか，それとも両性機能を果たすのか，あるいは性機能を果たし得ないのかは判断できなかった。

正規的雌雄同体現象として知られるキュウセン *Halichoeres poecilopterus* は，雌性先熟型の雌雄同体種で雄には生来の精巣（一次精巣）を有する一次雄と卵巣由来の二次精巣をもつ二次雄が存在することが知られている（Reinboth 1975，中園 1979，福井ほか 1991）。そして，キュウセンの一次精巣形成途上にみられる間性現象は，高橋（1988）*2 の言う幼時間性現象に相当するものとみなされ，本種の祖先が雌性先熟型の雌雄同体性で，一次精巣をもつ個体は二次的に派生したことが示唆されている（小林・鈴木 1994）。奇形的雌雄同体現象が希に出現するトラフグにおいて生殖腺皮膜の結合組織が肥厚して，そこに生殖細胞や雄性の生殖腺要素が発達することは上述した通りであるが，キュウセンの性転換過程で出現する二次雄の精巣の形成過程においても共通の現象が認められる（小林・鈴木，1994）。しかし，キュウセンでは雄への性転換（性変化）が産卵後（機能後）の卵巣で卵母細胞の退化を契機として開始される（中園 1979，小林・鈴木，1994）とされ，この点ではトラフグの間性生殖腺の様相とは異なる。いずれにしても，生殖腺の性機能の如何にかかわらず，組織学的には間性生殖腺の形成過程に生殖腺皮膜の結合組織が深く関与していることを推測させる。

*2 高橋裕哉 1988: 非機能的雌雄同体現象（幼時間性現象を含む）．昭和63年度日本魚類学会講演要旨（シンポジウム：硬骨魚類の雌雄性），(4)，7–9.

要 約

1996年1月30日に豊後水道の保戸島沖のフグ延縄で漁獲された全長 253.25 mm，体重 346.08 g の未成魚と 1996年2月4日に山口県沖の日本海（正確な位置は不明）のフグ延縄で漁獲された全長 589 mm，体重 7,012 g の成魚に雌雄同体現象が認められたので，これらの個体の間性生殖腺を組織学的に検討し，次のような結果を得た。

(1) 未成魚の間性生殖腺は，肉眼的に卵巣に類似した様相を示したが，全体的に淡黄白色の半透明の偏平な長楕円状の組織が膀胱を挟んで前・中部でほぼ不相称な左右両葉に分かれて後部で左右が癒合し，左右両葉の先端部に米粒状の乳白色不透明な組織塊が認められた。

(2) 成魚の間性生殖腺は，外観上は不相称な4つの組織塊に分葉する不規則な形状を呈し，卵巣様組織が膀胱を挟んで左右に存在し，また，精巣様組織が膀胱を挟んで前後に位置していた。

(3) これらの間性生殖腺には生殖腺皮膜の結合組織の肥厚がみられ，この部分に始原生殖細胞や雄性生殖腺要素である輸精管などが観察され，これに連続して生殖腺実質部に両性の生殖細胞の混在が認められることが特徴的であった。

(4) 生殖腺の性機能の如何にかかわらず，組織学的には間性生殖腺の形成過程に生殖腺皮膜の結合組織が深く関与していることが示唆された。

(5) 今回の間性生殖腺は，個体の生涯のうち幼期に一方の性を現していた生殖腺内に他方の性要素が偶発的に出現して間性現象を現したものと考えられ，性成熟に伴って両性要素が発達し，産卵期に同調して生殖細胞が成熟に向かうものと推定された。

(6) トラフグは雌雄異体であるが，今回のような雌雄同体現象が希に出現し，この現象が種の生活史において正常性をもたない，奇形的雌雄同体現象として取り扱うことが妥当と考えられた。

謝 辞

研究の遂行にあたり，生殖腺異常の成魚個体を提供して頂いた東広島市の割烹竹志ならびに未成魚の標本の採集に便宜を図って頂いた南西海区水産研究所資源管理部内海底魚資源研究室の佐藤良三室長に感謝の意を表します。また，東シナ海および日本海のトラフグの生殖腺異常の情報ならびに文献を賜った山口県外海水産試験場の天野千絵研究員に心から感謝申しあげます。

本研究の一部は，農林水産省特別研究「中回遊型魚類の回帰特性の解明と資源管理技術の開発」によって実施した。

文 献

Atz, J. W., 1964: Intersexuality in fishes. Pages 145–232 in C. N. Armstrong and A. J. Marshall, eds. Intersexuality in vertebrates including man. Academic Press, London, New York.

藤井武人，1988：シロザケの偶発的雌雄同体について考える. 東北水研ニュース，(33)，9–11.

福井行夫・具島健二・角田俊平・橋本博明，1991：キュウセンの成長に伴う色彩変化と性転換. 魚類学雑誌，**37**(4)，395–401.

小林弘治・鈴木克美，1994：駿河湾におけるキュウセン*Halichoeres poecilopterus* の雌雄性と繁殖. 東海大学紀要海洋学部，(38)，233–256.

北濱喜一，1984：ふぐ大学（カラーブックス 657），保育社，東京，72–78.

松浦修平・内藤 剛・新町充人・吉村研治・松山倫也，1994：トラフグ生殖腺の性分化過程. 水産増殖，**42**(4)，619–625.

中園明信，1979：日本産ベラ科魚類5種の性転換と産卵行動に関する研究. 九州大学農学部付属水産実験場報告，**4**，1–64.

Reinboth, R., 1975: Spontaneous and hormone-induced sex-inversion in wrasses (Labridae). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **39** *Spl.*, 550–573.

鈴木克美，1989：硬骨魚類の雌雄同体現象. 栽培技研，**18**(1)，45–55.

鈴木伸洋・岡田一宏・神谷直明，1996：トラフグ生殖腺の性分化過程と性比. 南西水研研報，(29)，39–48.

Tabeta, O. and T. Terasaki., 1987: An ovary-organ observed on the right preopercle of the puffer *Takifugu rubripes* (Temminck et Schlegel). *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53**(2), 249–251.

隆島史夫・会田勝美，1984：性分化とホルモン．(日本比較内分泌学会編)，学会出版センター，東京，77–99.

1996年12月13日受理 (Accepted on December 13, 1996)
南西海区水産研究所業績 A 第54号 (Contribution No. A54 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
鈴木伸洋：南西海区水産研究所　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石 2-17-5 (N. Suzuki: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 115–123 (1997)

マガキ精液の長期凍結保存

薄　浩則・浜口　昌巳・石岡　宏子

Long-term Cryopreservation of Pacific Oyster, *Crassostrea gigas*, Sperm

Hironori Usuki, Masami Hamaguchi and Hiroko Ishioka

Three diluents containing cryoprotectants and three cooling methods were tested in combination to determine an effective method for the cryopreservation of Pacific oyster *Crassostrea gigas* sperm. The combination of a diluent containing 8%(v/v) dimethyl sulfoxide (DMSO), 50mM sucrose and 6mM reduced glutathione with cooling in liquid nitrogen vapor showed the highest relative larval yield (45.9%). The viability of sperm was highest (74.4%) when the rate of temperature increase by the heat of solidification was the lowest among three cooling conditions in liquid nitrogen vapor. Fertility with sperm cryopreserved at a concentration of 10^8 spermatozoa / 200 μl was equivalant to that with fresh sperm when ova were inseminated in a concentration of 10^3 spermatozoa per ovum.

Although spermatozoa cryopreserved for 4 years showed lower viability (40.3～53.3%) than the short-term cryopreserved spermatozoa (60～70%), the ratio of normal D-shaped larvae and survival rate at 6 days after fertilization were 78.0 and 77.4%, respectively. The mean shell length of the larvae at 6 days after fertilization was marginally larger in the larvae from preserved sperm inseminated eggs (99.9 ± 6.7 μm) than that from fresh sperm inseminated eggs (95.2 ± 7.7 μm), probably this is because of the low rearing density.

Key words: *Crassostrea gigas*, oyster, spermatozoa, cryopreservation

配偶子の凍結保存は系統保存，飼育管理の省力化および各種生物検定など様々な分野での応用が期待でき，家畜類の精子ではすでに実用化されている。水産動物の配偶子についても凍結保存技術の実験的な研究はなされているが，育種的気運が希薄であったことから実用化には至っていない。しかし近年，生物多様性の保全への関心が高まるなか，水圏生態系構成種の遺伝資源保存技術の一つとしても配偶子の凍結保存に関して実用化への進展が求められている。

一般的に精子は卵に較べ取り扱いや実験設定が容易であり，水産無脊椎動物においてはウニ，アワビやカキなどの精液の凍結保存に関する報告がある。マガキ *Crassostrea gigas* (Thunberg) については性転換する性質を利用して凍結精液による自家受精も試みられている (Lannan 1971)。

マガキ精液の凍結保存に関するこれまでの研究により，凍害保護剤としてはジメチルスルホキシド（DMSO）が有効であること（Bougrier and Rabenomanana 1986，岩田他 1989，Yankson and Moyse 1991），凍結精液の受精能力が新鮮精液より劣ること（岩田他 1989）が明らかにされている。冷却方法としてはメタノール・ドライアイスを用いた方法（岩田他 1989）や液体窒素蒸気を用いた方法（Lannan 1971，Bougrier and Rabenomanana 1986）などが採用されているが，液体窒素蒸気中での比較的急速な冷却に関しては適切な冷却条件が十分に検討されておらず，具体的な冷却条件が冷却速度や凍結精子の性状

に与える影響を検討する必要がある。また，生物検定など同じ個体から採取した精液を多回にわたり使用する必要がある場合，多くのロットに分けて保存することが要求されるため，原精液の希釈が解凍後の精子に及ぼす影響や媒精に必要な精子数の評価が必要となる。さらに，これまでの研究例での保存期間は数日～数ヶ月であるが，実用的には数年間に亘る保存が要求されるため，長期保存が精子に及ぼす影響を評価する必要もある。

本研究では産業的にも重要であるマガキの精液の凍結保存について過去の研究例を基礎として，補助的な凍害保護剤の添加効果，液体窒素蒸気による方法を中心とした冷却条件，冷却時の精子濃度が媒精後の発生に及ぼす影響および受精に必要な卵あたりの精子数を検討するとともに，その結果に基づいて冷却後長期間保存した精液で媒精した卵の発生経過から，凍結精液の実用化の可能性を探ることを目的とした。

材料および方法

全体に共通する方法

実験は1991年8月から1995年9月にかけて行った。材料には，南西海区水産研究所（広島庁舎）地先の筏に垂下したカゴ内で養成した1～3齢の広島産または宮城産マガキを用い，殻表面に付着した生物や泥などを取り除いて殻を開け，ガラスピペットで外套膜を貫通して採精・採卵を行った。

凍害保護剤の溶媒は岩田他（1989）に基づき2/3濃度人工海水とした。原精液を2/3濃度人工海水により一定の濃度に希釈し，これとは別に凍害保護剤を添加した希釈液を作成後これらを1:4の比率で混合して保存用の精液とし，容量500 μl の牛精子用ストロー精液管（外径3 mm，長さ125 mm，塩化ビニール製，富士平工業㈱）に200 μl を充填後，一端を熱融解して封入した。保存用精液の精子濃度は 10^8 精子／200 μl を基本とした。封入後すぐに冷却を開始し，冷却終了後のストロー管は液体窒素中で少なくとも1時間以上保存した。温度変化は密封していないストロー管中の精液に熱電対センサーを直接差し込んで記録した。

解凍は撹はんした室温水道水中にストロー管を1分以上浸漬することにより行った。精子の生残は0.3% トリパンブルー溶液を用いたdye exclusion法により判定し，顕微鏡下での運動性は＋＋（殆どの精子が活発に運動），＋（ほぼ半数以上の精子が運動），±（ほぼ半数以上の精子が静止），－（ほぼすべての精子が静止）の4段階で評価した。

媒精は27℃に設定したウオーターバスにセットしたフラスコ（容量100 ml）内の100 ml 海水中へ 10^5 個の卵を入れた直後にストロー管1本分の精液を添加しフラスコを手で軽く振って撹はんすることにより行い，精液添加後の洗卵は行わなかった。媒精には顕微鏡下で外見的に十分な熟度と思われる卵を使用した。媒精2～3時間後にフラスコ底から採取した卵に占める分割卵の割合をここでは受精率とし，また，媒精6～7時間後，撹はん棒でフラスコ内を撹はんした直後に採取した一定量の海水中の浮遊幼生と卵を計数して浮遊幼生率を算出した。

幼生の飼育は孔径0.2 μm のカートリッジフィルターで濾過した海水を入れたガラス製の3 l 容ビーカー中で行い，餌料としてはハプト藻類 *Pavlova* sp. を用いた。

凍害保護剤と冷却方法の検討　凍害保護剤の種類と冷却方法を組み合わせて精液を凍結し，液体窒素中に20時間保存後解凍して精子の生残率を算出した。また，新鮮精液を用いた場合の浮遊幼生率に対する凍結精液を用いた場合の比率を相対浮遊幼生率とした。冷却時には各組み合わせとも4本のストロー管を供試した。

凍害保護剤　ここでは8% DMSOを主たる凍害保護剤とするなかで，脱水の促進と細胞膜の保護および水分子の安定の観点から，補助的な保護剤としてシュークロースと還元型グルタチオンおよび牛胎児血清を添加した下記の希釈液について，解凍後の精子生残率と浮遊幼生率を比較した。凍害保護剤の濃度はいずれも精液と混合後の最終濃度（% は体積比）を示す。

希釈液A：8% DMSO

希釈液B：8% DMSO，50 mM ｼｭｰｸﾛｰｽ，6 mM 還元型ｸﾞﾙﾀﾁｵﾝ

希釈液C：8% DMSO，36 mM シュークロース，4.3 mM 還元型グルタチオン，20% 牛胎児血清

なお，以下の実験では希釈液Bを用いた。

冷却方法　プログラムフリーザー等の特殊な機器を使用せずにストロー管を冷却する方法として，

方法1：液体窒素保存容器中の液面から5 cm上方の窒素蒸気中に底面を固定した金属製キャニスター中に垂直に収容，10分間静置

方法2：岩田他（1989）の冷却方法に基づき，ガラス製試験管に収容してメタノール・ドライアイス中に60分間浸漬

方法3：ストロー管のまま超低温庫内（−80°C）に60分間静置

の3法を比較した。

液体窒素蒸気中での冷却方法の検討

液体窒素保存容器内の蒸気中で，下記の条件により冷却後保存した。ここでは解凍後の精子生残率のみを比較した。

条件Ⅰ：ビニール製チューブ（内径4 mm，長さ約30 mm）を束ねて作成した支持台にストロー管どうしが接触しないように差し，下端が液体窒素表面から5 cmの距離になるように垂直に固定。

条件Ⅱ：同じく10 cmの距離になるように固定。

条件Ⅲ：ストロー管を合成樹脂製の収納管（内径9 mm，長さ約120 mm）に入れて同じく5 cmの高さになるように垂直に固定

なお，長期保存用の精液を除いた以下の実験においては条件Ⅰにより冷却した。

冷却時の精子濃度の検討

原精液（濃度 2.5×10^{10} 精子／ml）を10^6，10^7，10^8 精子／200 μl の濃度に希釈して凍結保存した精子ついて，生残率とそれぞれの濃度で媒精したときの受精率を新鮮精子と比較した。

卵あたり必要な精子数の検討

新鮮および凍結精液の媒精時の精液量を調節することにより10〜1,000精子／卵の割合で媒精し，受精率と浮遊幼生率を比較した。

長期保存精液による媒精と幼生飼育

上記希釈液B，冷却条件Ⅲにより1991年8月に保存した精液を約4年後の1995年9月に解凍し，精子の生残率と媒精後の受精率，正常D型率，媒精6日後の生残率と殻長を新鮮精液と比較した。

結　　果

凍害保護剤と冷却方法の検討　結果をTable 1に示す。解凍後精子の生残率はどの冷却方法でも希釈液Cを用いた場合が70%以上で最も高い値を示した。一方，相対浮遊幼生率はどの希釈液においても方法1で最も高かった。方法1の希釈液間で浮遊幼生率を比較すると希釈液Bが45.9%で最も高く，精子生残率が高かったCは12.4%と最も低い値であった。また，希釈液Bでは解凍後の精液の凝集の程度がAより軽微で媒精時の取り扱いが容易であった。

なお，−60°Cまでの平均冷却速度は方法1で−114.3°C／min，2で−9.4°C／min，3で−6.1°C／minであった。

液体窒素蒸気中での冷却方法の検討　−100°Cまでの冷却曲線をFig. 1. に，精子の生残率をTable 2. に示す。条件ⅠとⅡでは計測開始後10〜25秒の間に過冷却後の凝固潜熱の放出による顕著な温度上昇がみられるが，条件Ⅲでは凝固潜熱の放出がこれらより高温で開始されており，冷却中の温度上昇がほとんど見られない。各条件内の生残率のばらつきは比較的小さく，この範囲では最も冷却速度が遅い条件Ⅲが74.4%と他の二法よりもあきらかに高い生残率を示した。

冷却時の精子濃度の検討　結果をTable 3に示す。10^8区の精子生残率の平均値は新鮮精液で98.2%であったが凍結精液では73.2%であり，この値は冷却時の精子濃度が低くなるにつれてさらに低下した。受精率の平均値は10^8区で新鮮精液の36.2%に対し凍結精液では28.0%であったが，10^7区では新鮮精液30.3%に対し凍結精液では1.5%と急激に低下した。また，新鮮精

Table 1. Effect of diluent type and cooling method on the viability and motility of cryopreseved spermatozoa and relative larval yield

Diluent	Cooling method	Viability of sperm (%)	Motility	Relative larval yield (%)
A	1	61.4	±	34.4
	2	65.4	±	3.8
	3	55.3	±	1.9
B	1	72.7	±	45.9
	2	57.7	±	6.7
	3	52.2	±	1.9
C	1	77.5	+	12.4
	2	72.5	+	1.0
	3	75.5	±	0

Diluent
A: 8% DMSO
B: 8% DMSO, 50 mM sucrose, 6 mM reduced glutathione
C: 8% DMSO, 36 mM sucrose, 4.3 mM reduced glutathione, 20% fetal bovine serum
Cooling method
1: nitrogen vapor, 2: methanol-dry ice, 3: deep freezer (–80°C)

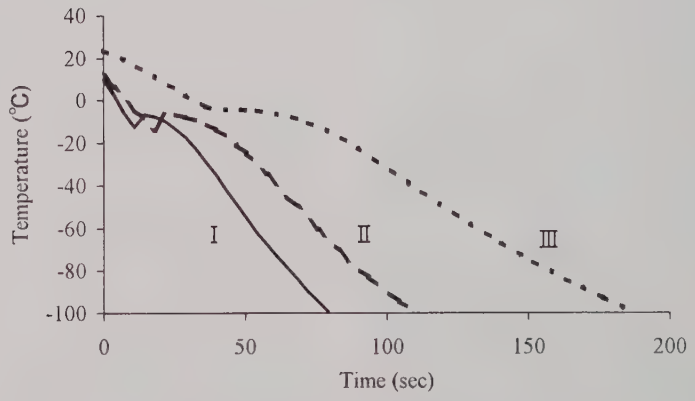


Fig. 1. Temperature changes of sperm in the straws cooled in liquid nitrogen vapor.
I; exposed, 5 cm above LN_2 II; exposed, 10 cm above LN_2 III; in sheath, 5 cm above LN_2

Table 2. Viability and cooling rate of sperm cooled in nitrogen vapor

Cooling condition	Viability of sperm (%)			Average cooling rate until -60°C
	mean	s.d.	n	(°C/min)
I	63.4	5.0	5	–79.8
II	59.9	7.1	5	–57.5
III	74.4	5.9	5	–38.2

Table 3. Effect of sperm concentration at cryopreservation on the viability and fertility

Concentration (spermatozoa per 200 μl)	Fresh sperm (%)				Cryopreserved sperm (%)			
	Viability		Fertility		Viability		Fertility	
	mean	s.d.	mean	s.d.	mean	s.d.	mean	s.d.
10^8	98.2	3.5	36.2	3.3	73.2	8.8	28.0	2.0
10^7	–	–	30.3	1.9	45.2	15.8	1.5	0.3
10^6	–	–	4.3	1.8	18.4	8.0	0.2	0.2

Each experiment consisted 3 replicates except for the 10^8 cryopreserved sperm for which 4 replicates were carried out.

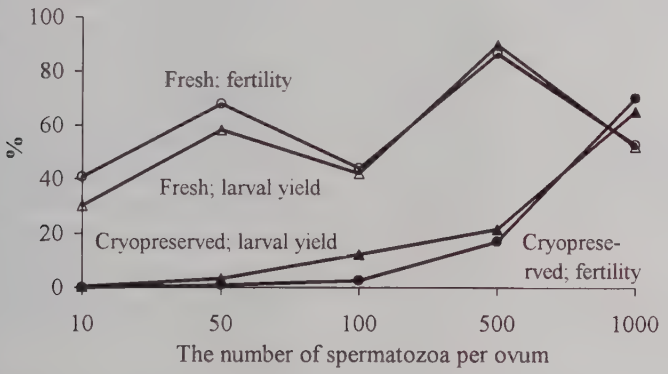


Fig. 2. Effect of the number of spermatozoa per ovum on fertility and rate of larval yield.

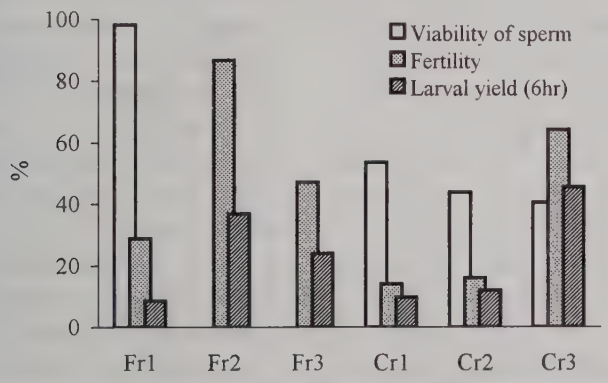


Fig. 3. Viability of sperm, fertility and rate of larval yield obtained with fresh and long-term cryopreserved sperm. Fr1-3; 3 replicates of fresh sperm. Cr1-3; 3 replicates cryopreserved sperm.

液でも 10^6 区においては受精率が4.3%まで低下した。

卵あたり必要な精子数の検討　結果を Fig. 2. に示す。新鮮精液を用いた媒精では全体としては卵あたりの精子数の減少に伴い受精率がやや低下する傾向があるものの，10精子／卵でも41%の受精率を示した。一方，凍結精液の場合は100精子／卵でも2%以下であり，1,000精子／卵で初めて新鮮精液並みの受精率に達した。浮遊幼生率は受精率によく対応していた。

長期保存精液による媒精と幼生飼育　精子生残率，受精率と浮遊幼生率を Fig. 3. に，正常D型

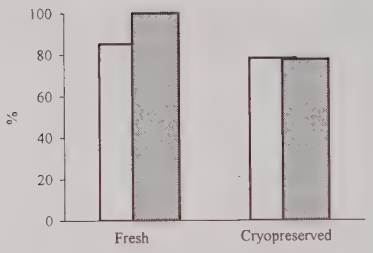


Fig. 4. Early larval development rate obtained with fresh and long-term cryopreserved sperm. Open: Normal D-shaped larvae. Solid: Survival rate at 6 days

Table 4. Shell length of larvae 6 days after fertilization obtained with fresh and long-term cryopreserved sperm

	Mean (μm)	S.D. (μm)	n
Fresh	95.2	7.7	86
Cryopreserved	99.9	6.7	138

幼生率と飼育6日後の生残率をFig. 4. に示す。精子の生残率は新鮮精液で98.2%であったのに対し，凍結精液では40.3～53.5%であった。受精率は同じ実験区でもストロー間でばらついたが，平均値で比較すると新鮮精液の54.2%に対し，凍結精液では31.4%であり，相対受精率は57.9%であった。浮遊幼生率の平均値は新鮮精液で23.2%，凍結精液で22.5%であった。

凍結精液を用いた場合，正常D型率，6日後生残率とも新鮮精液を用いた場合よりやや低かったものの77%以上であった。一方，6日後幼生の殻長の平均値は新鮮精液区で95.2 μm，凍結精液区で99.9 μmであり（Table 4.），t検定により両者間に危険率1%で有意差が認められた。

考　　察

マガキ精液凍結用の希釈液として岩田他（1989）は5/6濃度人工海水に含んだ範囲4～16%のDMSO6段階を比較し，8%で最も高い受精率を得ている。また，Yankson and Moyse(1991)は0.6%のグリシンを添加した紫外線照射濾過海水に5～20%のDMSOを溶解した希釈液を比較し，マガキの受精率においては10%で，浮遊幼生率においては20%で最高であったとし，さらにマガキと同属である *C. tulipa* の精液では，0.6%グリシンの補助的添加は無添加に較べ精子の生残率が向上することを確認している。

本研究ではこれらの報告に基づいてDMSOの濃度を8%としたが，補助的な凍害保護剤の組成が異なる希釈液で解凍後の精液の特性に差がみられた。牛胎児血清は哺乳類の培養細胞や微生物の凍結保存において使用されており，細胞周辺における水分子の安定化に役立つと考えられている（僧都 1989）。本研究において牛胎児血清を含む希釈液Cでは生残率・運動性ともにそれを含まないA, Bより高い傾向を示したが，これらは相対浮遊幼生率には反映されなかった。このことより，希釈液Cで用いた牛胎児血清は解凍精子の受精能力を何らかのかたちで低下させるか，あるいは正常な胚発生を阻害する可能性があると思われた。

シュークロースなどある種の糖類や糖アルコール類は非透過性凍害保護剤として細胞の脱水に関与した保護作用を示す言われている（Franks 1985）。また，還元型グルタチオンは赤血球や水晶体（種不明）などの細胞膜の維持作用があると言われている（坂本 1989）のに加え，大西洋サケ *Salmo salar*（Mounib 1978）およびウシ（Lindemann *et al.* 1988）で保存精子の運動性の保持効果が認められている。本研究でシュークロースと還元型グルタチオンを添加した希釈液Bにおいて，解凍後の精子の生残率や運動性が特に高い傾向は認められなかった。しかし，無添加のAに比べ高い相対浮遊幼生率を示したことと解凍精液の凝集がAより軽減される傾向が観察されたことから，以後のマガキ精液凍結保存用の希釈液としては希釈液Bを用いた。

一般的に微生物，動物の配偶子や培養細胞を凍結保存する際の冷却法としては，ペレット法，メタノール・ドライアイス法，液体窒素蒸気法，ガラス化法やプログラムフリーザーを用いる方法などがある。これまでのカキ類精液の

凍結保存例において，冷却速度や予備凍結温度も含めた冷却方法は様々で，詳細が不明のものもある。本研究においては冷却方法の違いは希釈液の違いよりも相対幼生浮遊率に大きな影響を与え，冷却方法の重要性が確認された。

岩田他（1989）は，8% DMSO を凍害保護剤としメタノール・ドライアイスを用いた冷却法により約 100% の相対受精率を得ているが，本研究においてメタノール・ドライアイスによる冷却法（方法 2）では好結果が得られなかった。岩田らが示す冷却曲線から読みとれる冷却開始 10 分後の温度は約 −25°C であるが，本研究の冷却方法 2 においては −67.5°C で，方法 3 においても −36.5°C であり，急速に冷却されたため −80°C 付近における保持時間が 30 分以上に達しこの間に精子に何らかの低温障害等が蓄積した可能性も考えられる。

もし，本研究と岩田らとの結果の差が用いた器材の仕様やストロー本数等の差に起因する冷却速度の違いのみによるものであるなら，同じメタノール・ドライアイス法といえども，実際の冷却操作にあたり冷却曲線の確認は欠かせないといえる。

液体窒素保存容器内で冷却を行う液体窒素蒸気法は，冷却した試料を液体窒素中で保存する事を前提とする限り，特別な器機や資材の入手を必要とせず最も容易に実行でき，時間当たりに処理できる試料数も多いという利点がある。Bougrier and Rabenomanana（1986）は 10% DMSO を凍害保護剤として用い，液体窒素液面の 5 cm 上方の蒸気中で 3 分間冷却後液体窒素中へ保存することにより 46.9〜92.4% の相対受精率を得ているが，冷却速度等の詳細は不明である。本研究では，液体窒素蒸気中におけるいくつかの冷却条件により冷却速度の違いによる解凍後の精子生残率の差を指摘した。条件 Ⅲ と他の 2 条件の間でみられる凝固潜熱の放出過程の違いから，この 2 者間では凍結時における精子細胞内外での氷晶形成状況が異なっていると推察されるが，生残率の平均値の差は 14% 以下で，少なくとも生残率においてはここでの条件の違いが凍結保存の可否に決定的に作用しているとは言えないと考えられた。また，条件 Ⅲ により同一の収納管に複数本のストロー管を収納して冷却する場合，ストロー管と収納管，あるいはストロー管どうしの微妙な接触具合の差によって冷却曲線の再現性が損なわれ易いことが予備実験で認められ，個々のストロー管を均一条件で冷却する必要がある実験条件としては不適であると考えられた。さらに，液体窒素表面からの距離は小さい方が外気の影響を受けにくいと考えられ，以後の実験における冷却は条件 I により行った。

マガキ精液の冷却時の精子濃度について Bougrier and Rabenomanana（1986）は本研究とは異なる種類の希釈液を用いて，1/5〜1/20 の希釈率のうち 1/15 が有意に受精率が高かったと述べている。本研究では，採精時における海水の混入の可能性や媒精に必要な精子数を求める必要性を考慮し，希釈の指標は原精液の希釈率ではなく精子濃度（ストロー管あたりの精子数）とした。予備実験からは新鮮精液の生残率が希釈により低下することは観察されなかったが，凍結精液においては冷却時の精子数の減少に伴い明らかな生残率の低下がみられた。

受精率の評価は容器内の卵密度や卵あたりの精子数などの条件により異なると考えられるが，本研究の条件下では凍結時の精液濃度で 10^8 精子／200 μl から 10^7 精子／200 μl にかけて，生残率は 2 分の 1 も低下していないが，受精率は 18 分の 1 程度まで急激に低下した。Kurokura *et al.*（1990）は凍結前後のマガキ精子の生残率および形態の変化からだけでは極端な受精能力の低下を説明しえないとしており，本研究における結果もこれを裏付けるものであった。

これら，本条件下における生残率と受精率から，冷却時の精子濃度は最低でも 10^8 精子／200 μl は必要であり，本研究全般における採取直後の原精液の濃度が最高でも 6×10^9 精子／200 μl であったことから，生物検定への利用など多数のロットが必要とされる場合でも冷却時の希釈倍率は十倍から数十倍が限界であると考えられた。希釈可能限界としてとらえた場合，Bougrier and Rabenomanana の結果と本研究の結果は，希釈液の組成の差に関わらず近いものとなった。

1 個の卵あたりの凍結精子数について，岩田

他（1989）は 30 m*l* 中に卵を 10^4 個という条件で 10^4～10^5 精子／卵で新鮮精液にほぼ匹敵する受精率が得られたとしている。本研究では 500 精子／卵以下の場合の受精率は新鮮精液に及ばず，1000 精子／卵において初めて新鮮精液並みの受精率を示した。媒精時の海水中の精子濃度により結果は異なると思われるが，本条件下では 1 個の卵の受精には冷却時の数で最低 10^3 の精子が必要であると考えられた。また，分裂速度は測定していないものの，浮遊幼生率が受精率によく対応していることから，新鮮精液の代わりに凍結精液を使用することにより卵の分割の進行が大きく阻害されることは無いと推察された。

ウマの凍結精液は半永久的に保存できると考えられ，15 年貯蔵したものでも運動性は凍結直後のものと変わらない（四之宮 1989）。本研究では，短期間保存した凍結精子の生残率が Table 1., 2. および 3. など数例で 60～70% 程度であったのに対し，長期保存精液ではこれらより低い傾向を示し，液体窒素温度においても長期間の保存中に精子の劣化が進行したと推察され，受精率も新鮮区の 6 割以下であった。一方，媒精 33 時間後の浮遊幼生は新鮮精液区，凍結精液区ともに殆どが D 型化しており，この時点での正常 D 型幼生率と 6 日後の幼生の生残率は各々 78.0%，77.4% であり，新鮮精液を用いた場合より下回りはしたものの実用に耐えうる値であった。媒精 6 日後における凍結区幼生の殻長の平均値は，新鮮区のものより有意に大きなものとなった。媒精後 2 日目の幼生の飼育密度は凍結区は 8.8 個／m*l* に対し新鮮区の 10.3 個／m*l* であり，この時点で両区とも 5 個／m*l* に調整したがその後の生残も新鮮区の方が高めであった。このような飼育密度の違いから殻長の差が生じたことが考えられるが，少なくとも凍結区の幼生が新鮮区より成長が劣るということはなかった。これらのことから，媒精後の発生進行に寄与した解凍精子のうち多くのものはその後の初期発生に大きな支障を来すほどの損傷は受けていなかったと考えられ，長期保存精液から得た幼生の実用性が確認された。

以上，本研究では DMSO の他に補助的な凍害保護剤を用いて液体窒素蒸気中で冷却することで最も高い幼生浮遊率が得られた。また，液体窒素蒸気による冷却のなかでも凝固潜熱の放出による温度上昇が緩やかな冷却条件で精子生残率が高いことを示した。さらに，これらの条件で冷却後液体窒素中に 4 年間保存したマガキ精液が媒精に使用でき，幼生の初期発生においても重大な異常は無く実用的な使用が可能であることを明らかにした。しかし，長期保存に伴い精子生残率の低下がみられたことから，媒精に使用する卵あたりの精子数は短期保存精子の場合より多めにする必要があることが示唆された。今後は，多数のロットを一度に且つ均一条件で冷却でき，長期間保存においても精子が劣化しない希釈液や冷却方法の工夫が必要であろう。

摘　　要

マガキ精液の凍結保存において，8% DMSO を主要な凍害保護剤とする 3 種の希釈液と 3 種類の冷却方法をそれぞれ組み合わせて比較した結果，8% DMSO，50 mM シュークロース及び 6 mM 還元型グルタチオンを凍害保護剤とする希釈液を用い，液体窒素蒸気中で冷却する方法で最も高い浮遊幼生率が得られた。

さらに，液体窒素蒸気中における 3 つの冷却条件を比較した結果，凝固潜熱の放出が緩やかな条件で冷却後に保存した精子で解凍後の生残率が高かった。

凍結精子を用いて新鮮精子並みの受精率を得るためには，10^6 精子／200 μ*l* 以上の濃度で凍結した精子を 1 個の卵あたり 10^3 個以上の割合で媒精する必要があり，原精液の希釈は 10～数10 倍が限界と考えられた。

液体窒素中で 4 年間保存した精子は，短期保存の精子に比べ低い生残率を示し，長期保存による精子の劣化が推察された。しかし，これから得た幼生の正常 D 型幼生率と飼育 6 日目の生残率は各々 78.0%，77.4% であり，新鮮精液を用いた場合より下回りはしたものの実用に耐えうる値であり，飼育 6 日目の幼生の殻長（99.9 μm）も新鮮区（95.2 μm）に劣らず，長期保存

精子の実用性が確認された。

謝　辞

本稿を御校閲して頂き貴重な御指摘を賜った東京大学農学部附属水産実験所黒倉寿博士に厚く感謝いたします。

文　献

Bougrier, S., and L. D. Rabenomanana, 1986: Cryopreservation of spermatozoa of the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, **58**, 277–280.

Franks, F. 1985: Biophysics and Biochemistry at Low Temperatures., Cambridge University Press.〔村勢則郎・片桐千仞訳, 1989: 低温の生物物理と生化学. 第1刷, 北海道大学図書刊行会, 札幌, 182 p.〕

岩田仲弘・黒倉　寿・平野禮次郎, 1989: マガキ精液の凍結保存. 水産増殖, **37**(3), 163–166.

Kurokura, H., K. Namba, T. Ishikawa, 1990: Lesions of spermatozoa by cryopreservation in oyster *Crassostrea gigas*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **56**(11): 1803–1806.

Lannan, J. E., 1971: Experimental self-fertilization of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, utilizing cryopreserved sperm. *Genetics*, **68**, 599–601.

Lindemann, C. B., J. A. O'Brien and F. J. Giblin, 1988: An investigation of the effectiveness of certain antioxidants in preserving the motility of reactivated bull sperm models. *Biology of Reproduction*, **38**, 114–120.

Mounib, M. S., 1978: Cryopreservation of fish and mammalian spermatozoa. *J. Reprod. Fert.*, **53**, 13–18.

坂本幸哉, 1989: グルタチオン序説.「グルタチオン」（坂本幸哉・木下祝郎編）講談社サイエンティフィク, 東京, 1–16.

四之宮重穂, 1989: 動物精液の凍結保存法－馬.「凍結保存－動物・植物・微生物－」（酒井昭編）朝倉書店, 東京, 146–147.

僧都　博, 1989: 微生物の凍結および乾燥障害と耐性.「凍結保存－動物・植物・微生物－」（酒井昭編）朝倉書店, 東京, 23–29.

Yankson,K. and J. Moyse, 1991: Cryopreservation of the spermatozoa of *Crassostrea tulipa* and three other osyters. *Aquaculture*, **97**, 259–267.

1997年1月13日受理（Accepted on January 13, 1997）
南西海区水産研究所業績A第55号（Contribution No. A55 from the Nansei National Fisheries Research Institute）
薄　清則・浜口昌巳・石岡宏子：南西海区水産研究所　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石2–17–5 (H. Usuki, M. Hamaguchi, H. Ishioka: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 125–135 (1997)

広島湾大野瀬戸における秋に成熟するアカモクの初期成長と減耗

吉田　吾郎・寺脇　利信・吉川　浩二・有馬　郷司

Early Growth and Mortality of Autumnal-Fruiting Type of *Sargassum horneri* (Phaeophyta) in Ohno-seto Strait, Hiroshima Bay

Goro Yoshida, Toshinobu Terawaki, Koji Yoshikawa and Satoshi Arima

Early growth and mortality of the autumnal-fruiting type of *Sargassum horneri* were surveyed at Ohno-seto strait, Hiroshima Bay. Embryos were planted on artificial substrata in Decenber 1994 and were placed at two stations in the area: St. 1 without natural individuals, and St. 2 with dense distribution of *S. horneri*.

The growth of germlings on the substrata was slow during the winter and early spring at both stations. Rapid increase of thallus length occured at St. 2 as water temperature rose after May, but growth at St. 1 was greatly inhibited due to the accumulation of fine sediments on the thalli in summer.

The mortality was high during the first month after setting the substrata and also from June to September, and relatively low from February to May. Although the survival curves were similar, the ecological and physiological features of germlings were quitely different at the two stations. Germlings at St. 1 were covered with fine sediments and discolored, and germlings at St. 2 were damaged by abrasive effects of sand sediments during winter and from amphipod nesting activities in spring. Among these, the sedimentation might be the most important factor which affects the settlement, growth and consequently the distribution of *S. horneri* in this area.

Key words: *Sargassum horneri*, autumnal-fruiting type, early growth, mortality, environmental factors

1年生のホンダワラ類であるアカモク *Sargassum horneri*（Turner）C. Agardhは，日本沿岸とその周辺に分布し，主要なガラモ場の構成種である（吉田 1985）。西日本のアカモクの成熟期は春季とされ，瀬戸内海においても一般的には成熟盛期は3～5月とされてきた（吉川・月舘 1986，奥田 1987）。しかし，1987年に山口県柳井市沿岸と広島県黒島において秋季（10～12月）に成熟するアカモクが報告されて以来，瀬戸内海の各地の沿岸で同様のアカモクの分布が確認されている（奥田 1987，奥田 1990）。これら成熟期の異なるアカモクの存在について生物学的，あるいは藻場造成などの応用的見地から興味が持たれており（本多・奥田 1989，Okuda and Satoh 1989），生活環完結技術を応用した交配実験も試みられている（Uchida and Arima 1993）。しかしながら秋に成熟するアカモクの現場における消長，その生育する環境条件など生態的な知見については未だ詳細な報告例は無いと思われる。

アカモクの春季の幼胚の成長には，長日，高照度，高温（20～25°C）条件が適している（吉田他 1995）。しかし秋に成熟するアカモクの幼胚は，年間のうちでも最も日が短く，水温も低下していく時期に母藻から放出されることになる。筆者等は秋に成熟するアカモクが現場でど

のようにその初期段階を過ごしているかに興味を持ち，その分布が確認されている広島湾大野瀬戸（奥田 1990）において調査を行ったが，天然の海底上の発芽体の発見は困難であった。

そこで，放出された秋のアカモクの幼胚を人工基盤に付着させて現場に沈め，その上の発芽体の成長の過程を追跡，観察した。あわせて基盤上のアカモクの減耗の様子と生育場の環境特性を調査したので報告する。

材料と方法

調査定点　調査を行った場所（Fig. 1）は広島県大野町丸石にある 2 つの漁港に挟まれた埋め立て地の人工護岸沿岸である。護岸は大野瀬戸に面し，船の航行による後流以外は静穏な海域である。護岸の構造は，直径数 10 cm から 1 m ほどの敷き石を組み合わせたおよそ 30 度，5 m 程度のスロープである。スロープの上端は潮位基準面から 2.0 m の高さで，満潮時には完全に海中に没するが，年間を通じて干潮時にスロープ全体が露出することは無い。スロープの下端から先には平坦な砂泥質の海底が続いているが，その境界付近に転石や集積したカキ殻が見られる所もある。転石や護岸の敷き石上にはアカモクをはじめアナアオサ，マクサ等様々な海藻が生育している。

Fig. 1. Study location of the autumnal-fruiting type of *Sargassum horneri*.

1994年 12 月 26, 27 日に潜水によって上記の護岸沿岸域のアカモク成体の分布を調べた。直線的な護岸の汀線を 30 m ごとに区分し，その区分内の敷き石や転石上に生えているアカモク成体の数を計数し，分布図を作成した。この分布調査の結果に基づき，幼胚を着生させた人工基盤を設置する 2 定点（Fig. 2）を選んだ。アカモク成体の分布の見られなかった区分内に St. 1（水深 2.3 m）を，最も密な分布の見られた区分内に St. 2（水深 1.6 m）を設定した。ともにスロープの下端付近の海底上に基盤を設置したが，St. 1 では護岸を構成する敷き石が海底にも敷きつめられており，その上に基盤を設置した。St. 2 では海底は砂泥で，基盤はその上に置いた。St. 2 付近では転石や集積したカキ殻等も見られた。

初期成長・減耗の観察　幼胚を着生させる人工基盤として 15×10 cm，厚さ 8 mm のスレート製のプレートを用いた。プレートには深さ，幅とも 0.5 mm 程度の溝がおよそ 1 mm の間隔でタテヨコ等間隔に刻まれ碁盤の目状となっており，その 8×8 マスが 12×12 mm に相当する。プレートの 4 隅に直径 5 mm の穴をあけ，針金で設置用ブロックに固定して上記の定点に設置した。

1994年 12 月 19 日に，成熟したアカモク成体数個体を現場から持ち帰り，屋外水槽中で放卵させた。卵割を確認後，生殖器床を摘み取って，滅菌海水を満たしたシャーレに適量入れ，振とう機で振とうしながら幼胚を集めた。幼胚のサイズは長径 248 ± 22 μm，短径 193 ± 21 μm で，仮根はまだ見られていなかった。集めた幼胚を海水を満たしたバットに沈めた上記のプレート上にピペットで散布し，その後静かに濾過海水をかけ流し，9日間室内培養し着生を待った。この間のバット内の水温は 12～14°C であっ

た。

12月28日に，2つの定点に幼胚を付着させたプレート（Plate I. A）を4枚ずつ設置した。設置時の幼胚の密度はプレートにより1.00～2.35×10^5個／m^2の幅があったが，平均はSt. 1で1.92×10^5個／m^2，St. 2で1.85×10^5個／m^2であった。設置時の幼胚の平均全長は296±29 μmであった。なお，天然の幼胚の入植量を見るために，幼胚を着生させていないプレートも各定点に2枚ずつ設置した。

設置後，不定期にプレートをブロックから取り外して実験室に持ち帰り，実体顕微鏡下でプレート上のアカモクの個体数，成長の様子を観察した。個体数の多かった設置1ヶ月後までは，顕微鏡下でプレート上からランダムに選んだ5視野（1視野は8×8マス，1.44 cm^2）を数え密度を求めたが，1995年2月以降個体数が減少したためプレート上の全個体数を数えた。プレートごとに生残率を求め，定点ごとに平均を出した。

個体の成長の指標として，茎が形成される以前は葉数と全長（最大葉長）を測定した。プレート上からランダムに20個体（生残がそれ以下の時は全個体を測定）を選び，直立している場合はカバーグラスをかぶせて測定し，平均を求めた。明瞭な茎の伸長（吉田他1995）が認められてからは茎長と，全長（葉を茎に沿って上方に伸ばしたときの藻体の長さ）を測定した。測定とともに個体の外観（色調，損傷の有無等）も観察した。測定・観察の終わったプレートは直ちに現場に戻した。観察は1995年9月8日に終了するまで計7回（1月初旬，1月下旬，2月初旬，3月初旬，4月下旬～5月初旬，6月下旬，9月初旬）行った。

環境測定　光量と水温を週に数回，13時から14時の間に両定点において測定した。光量はライカLI-192SAセンサーを用いて海面直下と海底の到達光量子量を，水温は表層と5月以降は両定点の海底の水温も測定した。栄養塩は毎月2回現場から採った表層水をGF/Cフィルターで濾過し，Buran Lubbe社TrAAcs800自動分析装置を用いて測定した。また両定点における沈降物量

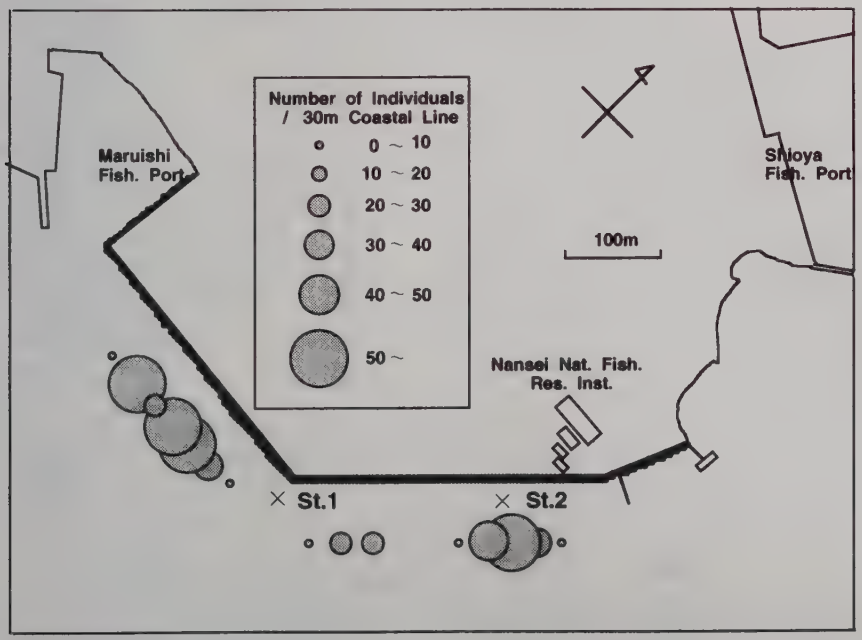


Fig. 2. The individual distribution of autumnal-*Sargassum horneri* in the study area, researched on 26, 27 th December 1994.

を，2種類の捕集器を48時間海底に設置して調べた。用いた捕集器は円筒型（塩化ビニール製，口径5 cm，高さ15 cm）と皿型（アルミニウム製，28×20×2 cm）捕集器である。円筒型は高さと口径の比が3以上となるように作られ，一度補集された沈降物が再懸濁されにくく（佐藤・澤田1979），設置期間中の総量を推定できる。一方皿型は捕集物が波浪などで再び舞いあがる等，より設置した実験用プレートの表面に近い状況を表わせると考えられる。2つの手法で冬季（1,2月），夏季（7,8月）沈降物をとらえ，乾重量を求めて定点間で比較した。

結　　果

護岸沿岸のアカモク成体分布　成体の分布調査を行った12月下旬には，計数したアカモク全個体の92.6%が生殖器床を有しており，成熟の盛期もしくは終盤期にあたっていると思われた。平均藻長は117 cmであった。

護岸沿岸のアカモク成体の分布には大きな偏りが見られた（Fig. 2）。最も多くの分布が見られた調査区分内には60個体以上が計数されたが，全く見られない区分もあった。アカモクは護岸のスロープ上の最低低潮線付近から護岸下端の転石上に生えており，分布の上下の幅は2～3 mで，護岸に沿った帯状を呈していた。護岸沿岸にはアカモクの他に，タマハハキモク，ノコギリモク等のホンダワラ類が見られ，特にノコギリモクはアカモクの分布の見られなかったSt. 1付近の水深2 m以深に比較的まとまって分布していた。

護岸沿岸の環境　両定点の海底到達光量（Fig. 3）は，調査時の潮位と水の濁り具合により海面下光量の13～57%（St. 1），13～81%（St. 2）と大きく変動したが，平均はそれぞれ31%，42%であった。現場海域の表層水温は10.0～29.9°Cの幅で変動し，最低値は2月初旬に，最高値は8月下旬に記録された（Fig. 4）。5月以降の水温の上昇は急で，夏季には顕著な成層構造が比較

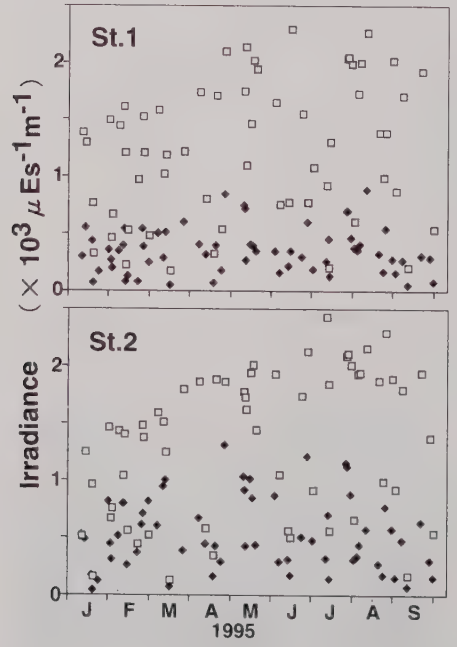


Fig. 3. Irradiances at both stations. Each datum was the average for one minute between 13:00 and 14:00.
□: Surface ◆: Bottom

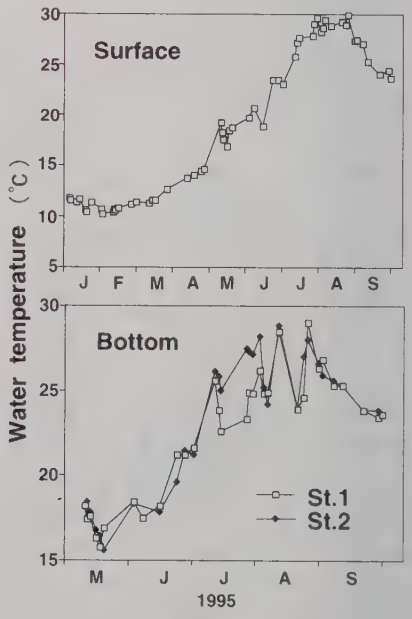


Fig. 4. Seasonal variation of water temperature in 1995.
Upper : Surface
Lower: Bottom of both stations (May to September)

的浅所で形成された。プレートを置いた水深は躍層の境界付近にあたり，潮の干満に伴い水温が大きく変動し（Fig. 4），8月下旬には St. 1 で表層と最大 5.3°C の水温差が記録された。

無機態窒素濃度の推移は 1.3～10.2 μg-atl^{-1} であったが，冬季に低く，夏季に高くなった。リン酸態リン濃度も 0.1～1.2 μg-atl^{-1} の範囲で同様の傾向を示した（Fig. 5）。

2 種類の捕集器で捕らえられた沈降物量は，特に円筒型捕集器の結果で両定点間の差が顕著であり，冬季，夏季とも St. 2 の方が多かった（Table 1）。捕らえられた沈降物は，この海域の海水中に多い有機質の懸濁物が沈降したものと思われる微細な粒子である。St. 1 においては，

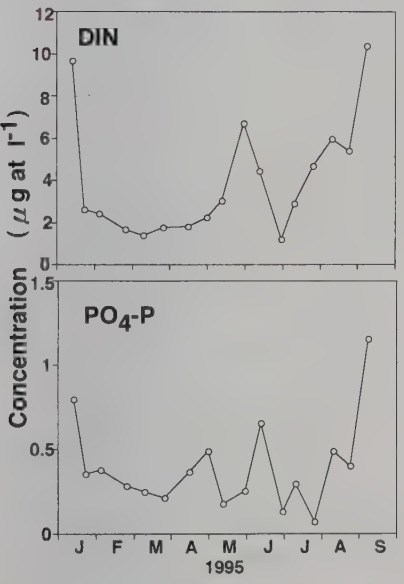


Fig. 5. Seasonal variation of nutrient concentration at the study area.

St. 2 に比べて捕集器で捕らえられた沈降物量は少なかったにもかかわらず，実験プレート上では設置直後からこの微粒子がマット状にこびりつくのが観察された。このような水中の有機懸濁物に由来する沈降物は，St. 2 の底質の砂泥とは異質であり，区別のために浮泥と称する。浮泥は St. 2 の捕集器においても捕集されたが，プレートへの沈積は観察されず，その表面は比較的露出したまま保たれていた。また St. 2 では，1 月に例外的に近接した海底の砂泥が大きく動き，大量に捕集され，プレートもかぶっていた。両定点における沈降物の挙動については後で考察する。

プレート上の発芽体の初期成長　なお，ここでは海底に設置以後の実験プレート上の幼胚を発芽体と呼称する。両定点における全長の推移を Fig. 6 に示す。発芽体は冬の低水温期にもゆっくりと成長した。プレートを設置してからおよそ 10日後の 1 月初旬の発芽体（Plate I. B）の全長は，設置時に比べ St. 1 で 1.9 倍，St. 2 で 2.2 倍に増加し，線形全縁の扁圧した円柱形の第1葉となった。第 1 葉がゆっくりと伸長していくとともに，第 2 葉以降の葉の形成が始まった。第 2 葉以降は切れ込みが認められるようになり（Plate I. E），一般的なアカモクの初期形態形成と同様であった（寺脇他 1983）。St. 2 では 1 月下旬には約半数の発芽体が第 2 葉を形成していたが，St. 1 ではほとんど見られなかった。3 月中旬の葉の枚数の平均は St. 1 で 2.5 枚，St. 2 で 4.0 枚であった（Table 2）。

両定点の発芽体の平均全長は 3 月までほぼ同等にゆっくりと増加したが，5 月以降水温の上昇とともに形成された葉が大きく伸び始めた。6 月の調査時には明瞭な茎の形成も見られ，そ

Table 1. The amount of sediment trapped by tray and cylinder sediment traps at both stations (mg dry weight/cm2)

Term of setting	St. 1		St. 2	
	Tray	Cylinder	Tray	Cylinder
Jan. 11～13 th	0.64	5.83	18.04	40.93
Feb. 14～16 th	0.38	7.38	0.25	10.67
Jul. 10～12 th	0.26	9.34	0.44	28.70
Aug. 24～26 th	–	30.63	–	53.53

の平均の長さは St. 1 で 2.1 mm，St. 2 で 3.2 mm であった（Table 3）。夏季の St. 2における伸長は急速で（Fig. 6），9 月 8 日の実験終了時の St. 2 の生残個体（Plate I. H）の平均全長は 55.1 mm，茎長は 21.4 mm（n = 15）であった。St. 1 の 5 月以降の成長は著しく停滞し，9月 8 日の全長，茎長はそれぞれ 23.4 mm，5.4 mm（n = 19）であった。St. 1 の藻体には葉にも茎にも浮泥が付着しているのが認められた（Plate I. G）。

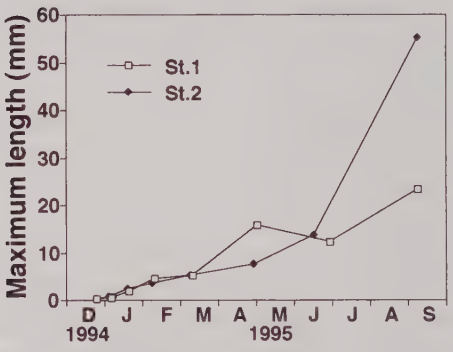


Fig. 6. Early growth (maximum length) of autumnal-*Sargassum horneri* on the artificial substrata.

Table 2. Mean number of leaves of autumnal *S. horneri* germlings (n=20)

Date of observation	Jan. 4～6 th	Jan. 19～21 th	Feb. 7～13 th	Mar. 8～15 th
St. 1	1	1.1	2.1	2.5
St. 2	1	1.5	2.9	4.0

Table 3. Mean length (mm) of stems of young *S. horneri*

	Jun. 26～28 th	Sep. 8 th
St. 1	2.1 ± 0.1 (n = 20)	5.4 ± 0.8 (n = 19)
St. 2	3.2 ± 0.1 (n = 20)	21.4 ± 4.3 (n = 15)

プレート上の発芽体には常に何割かが損傷を受けていたり，藻体の脱色などの異常が見られたが，その割合は定点間や季節で異なっていた。St. 1 のアカモク発芽体には脱色しているものが多く（Plate I. C），2 月の調査時にはプレートごとに割合に違いはあったが，平均で 36% の発芽体に藻体の全体あるいは一部の脱色が見られた（Table 4）。St. 1 のプレート上には設置直後から浮泥がマット状に積もるのが観察されたが，脱色した個体や部位は例外無く浮泥におおわれており，これらの脱色部は容易に流失した。2 月以降発芽体の脱色が顕著となることは無かったが，浮泥の藻体上への沈積は観察期間を通じて観察された。これに対し St. 2 のプレート表面はきれいに保たれていたが，2 月には 34% の発芽体が何らかの作用により切断され（Table 4），基部のみ残った状態になっていた（Plate I. D：これらの個体は成長の測定から除外）。また残った発芽体も葉が途中で切り取られているものが目立った。この現象は St. 2 では 4 月下旬にも見られ，平均 46% の発芽体が切断され基部のみになっていた（Table 4）。他の個体も葉が途中で直線的に切り取られているものが多く，この時期の St. 2 の発芽体の全長の平均は St. 1 よりも小さい結果となった（Fig. 6）。この時期から 6 月にかけて，St. 2 ではヨコエビ類がアカモクの基部の間に砂泥や切り取ったアカモクの葉などを用いて営巣しているのが多数観察された。

Table 4. Mean percentage, range and features of damaged germlings of autumnal *S. horneri* on the substrata

	Date of observation	Features of damaged germlings	Mean percentage (range)
St. 1	Feb. 9 th	Discolored	36.0 (2.0~62.2)
		Abraded	11.3 (1.0~19.1)
St. 2	Feb. 7 th	Abraded	34.4 (19.7~44.3)
	Apr. 28 th	Abraded	46.7 (41.0~51.9)

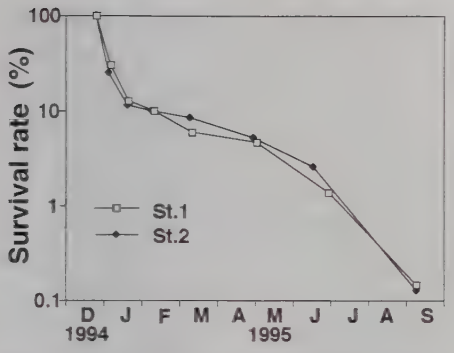


Fig. 7. Survival rate of autumnal-*Sargassum horneri* on the artificial substrata.

初期減耗　前述の脱色個体や葉状部が切断され基部のみ残った発芽体は，死亡の確認が困難であったため，生残個体として計数した。従ってここで述べる死亡とは「基面からの流失」と同義である。

両定点において調査期間中に見られた幼胚の自然加入は，最大でもプレート当たり 12 個体で 1 月に入植が見られた。これは着生させた幼胚の個体数の 0.5% 未満であったため，プレート上の減耗を見る上では無視してよいと考えられた。

調査期間を通じての減耗の様子を Fig. 7 に示す。プレート設置 1ヶ月後の 1 月下旬のアカモク発芽体の生残率は St. 1 が 12.6%，St. 2 が 11.4% で，両定点ともこの期間に当初の個体数の 1/10 近くまで急激に減少した。なおこの期間に生き残った個体は全てプレート表面の溝の中に着底したものであった。その後，2 月から 5 月にかけての減耗は比較的緩やかであり，6 月下旬の生残率は St. 1 が 1.4%，St. 2 が 2.6% と，1 月からさらに 1/10 近く減耗するのに 5カ月近くを要した。夏季の間の減耗は両定点とも大きく，9 月初旬での生残率は St. 1 で 0.15%，St. 2 で 0.13% と 2ヶ月余りでさらに 1/10 まで減耗した。

考　　察

初期成長と環境要因　潜水調査により天然の海底上に発芽体が初めて見つかったのは 6 月初旬であった。見つかった発芽体のサイズは全長 21.3 mm，茎長 2.9 mm（n = 16）で，St. 2 付近の他の海藻に覆われていない転石上や，カキ殻に着生していた（Plate I. F）。従来のアカモクの消長を観察した報告（丸伊他 1981，Umezaki 1984，寺脇 1986）では，放出された幼胚が成熟期から 2〜4ヶ月程度で全長 0.5 cm から 2, 3 cm の発芽体として発見されている。しかし，今回調査した秋に成熟するアカモクではおよそ半年かかることになり，成長の初期段階の期間が長いことが推測される。母藻から放出された幼胚はゆっくりと成長しながらも，冬季を小さなサイズで過ごすため，見つけるのが難しかったのではないかと思われる。プレート上の発芽体の成長も春までは緩慢であったが，5 月から夏季には急速に伸び始めた。多くのホンダワラ類の初期成長の最適温度は 20〜25°C の範囲にあり，10°C 付近で成長は停止することはないが極めて遅くなる（De Wreede 1978，月舘 1984，Hales and Fletcher 1989，吉田他 1995）。また，5 月以降は水温が急速に上昇する時期と一致することから，秋に成熟するアカモクの初期成長の速度は水温によって制限されていると考えられる。

培養下では光周期を変換することにより茎の伸長・成熟が引き起こされ（Uchida 1993），日長もアカモクの生活史を制御している条件と考えられている。自然環境下では春季・秋季に成熟するアカモクでは異なる日長条件の変化のパターンの下で生活史を送っているはずであるが，培養下で茎の伸長・成熟などを引き起こす光周期条件は両者で等しい（Uchida and Arima 1993）。今後は両者の季節消長等，生態学的な観察・比較を行い，水温や日長等の環境条件との対応を詳細に調べる必要がある。

減耗と環境要因　両定点ともプレート設置直後の1カ月（12〜1 月）と夏季の減耗が比較的激しかった。設置 1ヶ月後に残った個体は全てプレートの溝の中に着生したものであったことから，この期間の減耗の主要因として，波浪などの物理的作用によりはぎとられた可能性が考えられる。調査場所は波静かな海域であるが，冬季の低水温下では幼胚の成長が緩慢で，付着器の発達にも時間がかかるため，些細な外力で流

失しやすいものと思われる。また夏季の減耗については，コンブ類などでも伸長期に比較的高い死亡率が観察されていること（佐々木 1969），またこの時期の高水温環境の影響等，生理的な面から検討する必要があろう。

プレート上の発芽体の減耗の様子は似通っていたが，発芽体のダメージの受け方から，両定点の環境と発芽体にかかるストレスの質的な差異が推測される。環境測定の結果から，特に円筒型捕集器でとらえられた沈降物の量が St. 2 の方が多く，設置中の沈降物量が総量としては St. 1 より St. 2 の方が多いということが示唆された。しかし，両定点に置いたプレートの状況が，St. 1 では恒常的に浮泥が積もっていたのに対し，St. 2 のプレートの表面は露出している期間が長かった。これらは矛盾しているようだが，おそらく両定点では沈降物の挙動が異なっているのではないかと思われる。すなわち，St. 2 の方がより底質をめぐる物理的撹乱が大きく，1 度沈降したものが再び動きやすい環境にあることが推測される。St. 2 では近接した海底の砂泥が冬季に動くことが観察されたことからも，それが裏付けられる。St. 1 では反対に St. 2 程の撹乱はなく，浮泥が積もったままの状況が長いのではないかと考えられる。

St. 1 で観察された発芽体の脱色の原因は明らかではないが，それらのほとんどが浮泥に覆われていたことから，両者には何らかの因果関係があるものと思われる。St. 2 では上記の砂泥の「ヤスリ効果」（新井 1988）等の物理的影響により，基盤の表面や藻体が新鮮に保たれる反面，発芽体もそれにより流失したり損傷を受けたりしていると考えられる。発芽体の減耗には藻食性動物の存在も関わると思われるが今回は確認できなかった。St. 2 では 4 月下旬～6 月にヨコエビ類の営巣行動によって葉状部が切断されているのが観察されたが，食物として利用されているのかは不明である。葉状部を切断された個体は冬季のものも含めて必ずしも死亡するのではなく，その後残った基部から再生するものも見られた。

個体の分布と環境　今回調査した護岸域においてアカモクの分布は偏っていたが，幼胚の付着する基盤をめぐる物理的撹乱の程度が関係していると思われる。基盤上の沈積粒子が海藻の生殖細胞の着生を大きく阻害することが知られている*）（Devinny and Volse 1978）。撹乱の小さい St. 1 付近においては，常時基盤上に積もった浮泥が幼胚の着生を阻害し，仮に着生できても藻体上に沈積し，成長，再生産が阻害されている可能性がある。また St. 2 のように，適度な物理的撹乱のある場所では，基盤表面が刷新されアカモクの入植が可能であると考えられる。しかし同時に砂泥の作用などの撹乱はアカモクの減耗の要因ともなりえるので，これらのプラスとマイナスのバランスがとれたところにアカモク群落が成立しているものと思われる。

結果でも記したように，アカモクの分布しない St. 1 付近では，多年生ホンダワラ類のノコギリモクが分布していた。今回見られたアカモクとノコギリモクの分布の違いは，付着基盤をめぐる物理的環境がより安定するにつれ，その上のホンダワラ類の植生が一年生の種類から多年生の種類に移行していくという従来の観察結果（新井 1988，今野 1985，寺脇他 1996）と合致する。しかし，St. 1 のノコギリモクの藻体上にもかなりの量の浮泥の沈積が見られ，これらが生理的に健全な状態にあるのか，また再生産が順調に行われているのかは未確認である。これからも観察を継続していくとともに，アカモクとの生理生態特性の違いを検討していく予定である。

謝　辞

本研究を遂行するにあたり，海藻類の繁殖戦略に関する有益な御教示をいただいた京都大学農学部の中原紘之教授に深謝する。また，本稿を御校閲いただいた南西海区水産研究所資源増殖部長の森岡泰啓博士に御礼を申し上げるとともに，水質環境の測定と結果の解析に御協力いただいた同研究所赤潮環境部の板倉　茂博士に

*）鈴木祥広・丸山俊朗・三浦昭雄・申宗岩，1996：懸濁または堆積カオリン粒子のスサビノリ殻胞子の基質への着生と発芽に及ぼす影響．土木学会第51回年次学術講演会要旨，460–461.

感謝する。

文　　献

新井章吾，1988：磯根生物と住み場環境の安定性．月刊海洋科学，**20**(6), 355–362.

Devinny, J. S. and L. A. Volse, 1978: Effects of sediments on the development of *Macrocystis pyrifera* gametophytes. *Marine Biology*, **48**, 343–348.

De Wreede, R. E., 1978: Growth in varying conditions of embryos of three Hawaiian species of *Sargassum* (Phaeophyta, Sargassaceae). *Phycologia*, **17**(1), 23–31.

Hales, J. M. and R. L. Fletcher, 1989: Studies on the recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt IV. The effect of temperature, irradiance and salinity on germling growth. *Botanica Marina*, **32**, 167–176.

本多正樹・奥田武男，1989：秋に成熟するアカモクの卵放出，胚発生および光合成速度の季節変化．藻類，**37**, 46–52.

今野敏徳，1985：ガラモ場・カジメ場の植生構造．月刊海洋科学，**17**(1), 57–65.

丸伊　満・稲井宏臣・吉田忠生，1981：北海道忍路湾におけるホンダワラ類の生長と成熟について．藻類，**29**, 277–281.

奥田武男，1987：アカモクにおける雌雄同株個体と秋季の成熟．藻類，**35**, 221–225.

Okuda,T. and Y.Satoh, 1989: Conceptacular development in *Sargassum filicinum* and autumnal *S. horneri* (Phaeophyceae). *Jpn. J. Phycol.*, **37**, 279–283.

奥田武男．1990：シダモク及びアカモクの２型における分布と生態．南西海ブロック水産業関係試験研究推進会議藻類研究会誌，**10**, 59–60.

佐々木茂，1969：釧路地方におけるナガコンブ *Laminaria angustata* var. *longissima* (Miyabe) Miyabe の生態学的研究　1冬季発芽群の生活様式．北水試報，**10**, 1–42.

佐藤善徳・澤田保夫，1979：内湾で使用する海中沈降物捕集器に関する研究．東海水研報，**100**, 91–99.

寺脇利信・野沢洽治・新村　巌，1983：ホンダワラ類の初期形態形成に関する研究－Ⅲアカモク．藻類，**31**, 97–101.

寺脇利信，1986：三浦半島小田和湾におけるアカモクの生長と成熟．水産増殖，**33**(4), 177–181.

寺脇利信・吉田吾郎・吉川浩二・有馬郷司，1996：瀬戸内海西部における基面の高さ別のホンダワラ植生の観察．南西水研報，(29), 49–58.

月舘潤一，1984：ヤツマタモクとヨレモクの幼体の最適生長条件について．南西水研報，(16), 1–9.

Uchida, T., 1993: The life cycle of *Sargassum horneri* (Phaeophyta) in laboratory culture. *J. Phycol.*, **29**, 231–235.

Uchida, T. and S. Arima, 1993: Crossing experiments between autumn- and spring-fruiting types of *Sargassum horneri* (Phaeophyta). *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**(10), 1685–1688.

Umezaki, I., 1984: Ecological studies of *Sargassum horneri* (Turner) C. Agardh in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **50**(7), 1193–1200.

吉川浩二・月舘潤一，1987：周年藻場形成の管理技術．近海漁業資源の家魚化システムの開発に関する総合研究（南西水研編），1–16.

吉田吾郎・有馬郷司・内田卓志，1995：褐藻アカモクの初期生長に及ぼす日長，照度，水温の影響．南西水研報，(28), 21–32.

吉田忠生，1985：ホンダワラ類の分類と分布（3）Bactrophycus 亜属の節．海洋と生物，**36**, 24–27.

1997年１月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 第56号 (Contribution No. A56 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
吉田吾郎・寺脇利信・吉川浩二・有馬郷司：南西海区水産研究所　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石 2–17–5 (G. Yoshida, T. Terawaki, K. Yoshikawa and S. Arima: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)

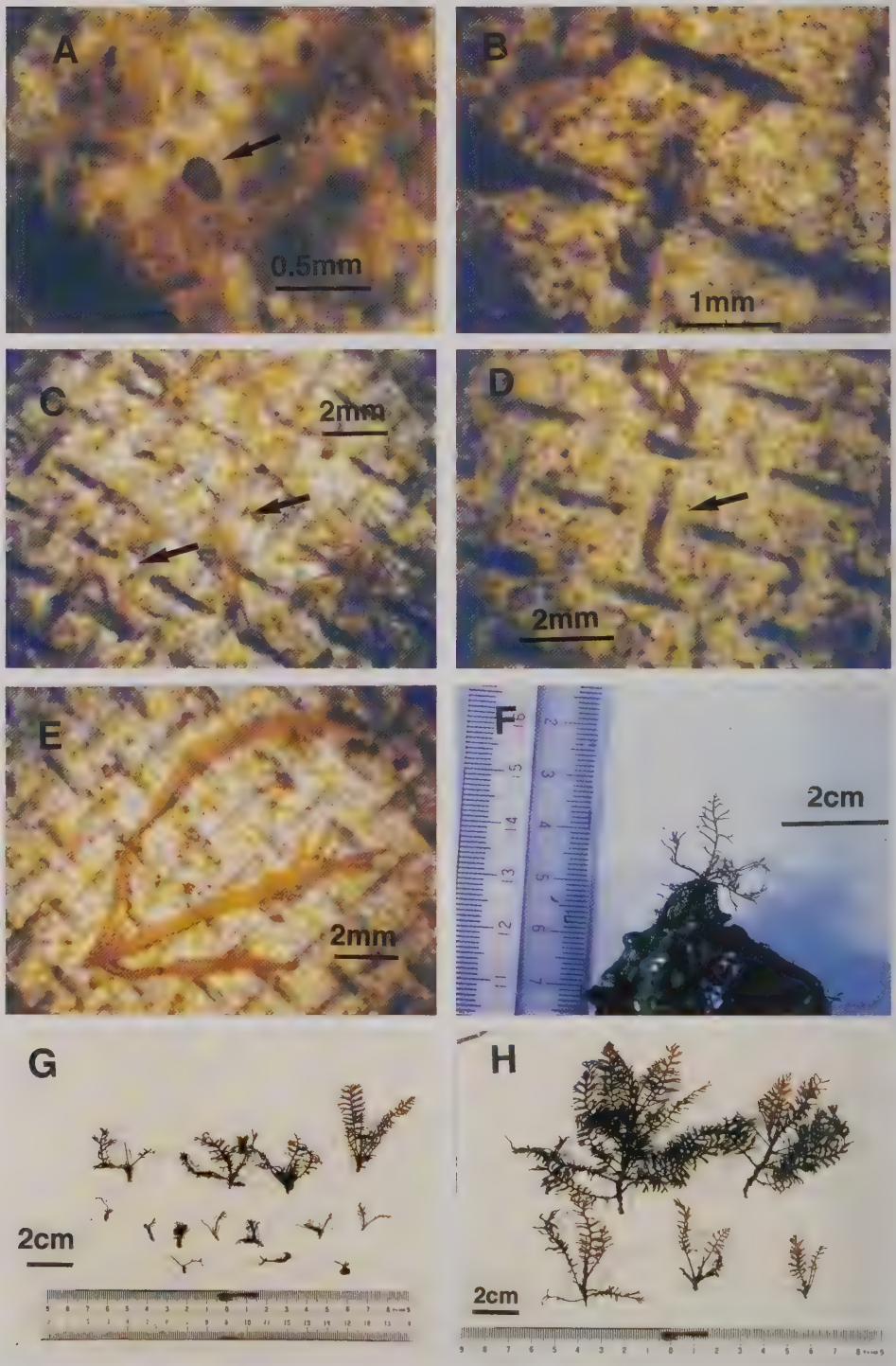

A
0.5mm
B
1mm
C
2mm
D
2mm
E
2mm
F
2cm
G
2cm
H
2cm

Plate I. A An embryo of *S. horneri* attached to the artificial substratum before setting (28 th Dec. 1994).
Plate I. B Germlings of *S. horneri* on the artificial substratum at st. 2, on 4 th Jan. 1995.
Plate I. C Discolored germlings at St. 1, on 9 th Feb. 1995.
Plate I. D An abraded germling at St. 2, on 7 th Feb. 1995.
Plate I. E A young plant at St. 2, on 8 th Mar. 1995.
Plate I. F A young plant on a natural substratum (oyster shell observed at St. 2, on 7 th Jul. 1995).
Plate I. G Young plants on the artificial substrata at St. 1 at the end of the experiment (8 th Sep. 1995).
Plate I. H Young plants on the artificial substrata at St. 2 at the end of the experiment (8 th Sep. 1995).

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 137–145 (1997)

広島湾大野瀬戸産ノコギリモク幼体の成長に及ぼす光量・水温の影響

吉田　吾郎・新井　章吾・寺脇　利信

Effects of Irradiance and Temperature on the Germling Growth of *Sargassum macrocarpum* (Phaeophyta) from Ohno-Seto Strait, Hiroshima Bay

Goro Yoshida, Shogo Arai and Toshinobu Terawaki

The effects of irradiance and temperature on germling growth of *Sargassum macrocarpum* sampled from Ohno-Seto Strait, Hiroshima Bay were studied under laboratory conditions. Increase of the total thallus-area (primary leaves and stipes) and attachment-area (rhizoid and holdfast) were used as indexes of growth.

The increase of the total thallus-area saturated at an irradiance of 50 $\mu Em^{-2}s^{-1}$ in the range of 12.5~400 $\mu E\ m^{-2}s^{-1}$ at 20°C. On the other hand, the attachment-area increased up to 200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$. Under a constant illumination of 100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$, the most rapid increase of the total thallus-area was shown at 25 and 30°C through the culture period, and attachment-area achieved its highest increase at 20 or 25°C during the initial 2 weeks of culture, but at 15°C for the succeeding 2 weeks.

The ratios of thallus-area to attachment-area were so variable between culture conditions and durations. This results indicate that the allocation of assimilatory products for the organ development of young plants is changeable in accordance with environmental conditions and the developmental stages.

Key words: *Sargassum macrocarpum*, germling growth, irradiance, temperature, allocation of assimilatory products

ガラモ場は多くの沿岸性動物の生育場となり，水産業にとって重要であることが古くから認識されている（布施 1962）。また近年はその CO_2 固定能等が環境保全の立場からも注目されている（Smith 1981）。このような理由からガラモ場を形成する褐藻ホンダワラ類の生理生態について大きな興味が持たれ，その成長と光量・水温・塩分等の環境要因との関係について多くの種類で調べられている（De Wreede 1978，月舘 1984，Hales and Fletcher 1989，新井・三浦 1991，難波・奥田 1993，小河 1994，小河他 1994，吉田他 1995）。しかし，これらの研究においては，幼胚から初期葉・付着器を形成する幼体期を対象としたものが多い。幼体期はサイズ的にも扱いやすく，大量に培養実験に使用できること（De Wreede 1978），また幼体期が生活史を通して最も環境要因の影響を受けやすく（De Wreede 1978，Hales and Fletcher 1989），藻場が成立していく過程で重要であると考えられているためである。

ホンダワラ類の幼体の体は，成長点を有して初期葉を連続的に形成する葉状部と，生育基盤に固着して体の流失を防ぐ付着器とから構成される。それぞれが異なる形態・構造と生態学的な機能を有し，ともに個体の生存にとって重要な役割を担っている。しかし，数多くある幼体の成長の研究の中で，両者の発達を同時に検討し，個体の生存等の生態学的な視点で論じた例

は見あたらない。また従来の研究では，葉状部・付着器（仮根）とも，主に長さを指標としてその発達が定量されてきたが，光の捕捉・生育基盤の確保という生態学的機能を評価するためには，それぞれを平面的な拡がりとして定量することが妥当であると考えられる。

今回，広島湾大野瀬戸産のノコギリモク *Sargassum macrocarpum* C. Agardh の幼体の，葉状部と付着器の発達に及ぼす光量・水温の影響を，それぞれの投影面積を測定することで調べた。

材料と方法

母藻の採集場所および特徴　実験に用いた幼胚の母藻は，1996年5月に広島湾奥部の大野瀬戸で採取した。大野瀬戸は広島県大野町と厳島の間にあり，最大幅およそ2 kmの東西に細長い水道で，船の航行により引き起こされる後流が目立つ程度の静穏な場所である。ノコギリモクの群落は大野町側の人工護岸沿岸にあり，護岸を形成している径1 m程度の敷き石上の水深2～3 m付近に形成されている。海底の敷き石上には浮泥の沈積が目立ち，ノコギリモクの藻体も同質のものに覆われている。1995年の群落付近の海底（水深2.3 m）の日中（13–14時）の光量子量の年間変動はおよそ50～800 μ Em^{-2}s^{-1}（平均300 μ Em^{-2}s^{-1}）であり，海面直下光量のほぼ30%であった。水温は2月下旬に年間最低値の10.0°C，8月下旬に最高値の29.9°Cを記録した（吉田他 1997）。

本種（Fig. 1）の主枝の形状は，主枝下部が肥厚して断面が楕円形であり，中部断面が二稜形，上部が三稜形である。主枝下部の葉は長楕円形で周囲に明瞭な浅い鋸歯が形成されている。上部の葉の切れ込みは中肋付近まで到達する。葉の形態はヨレモク *Sargassum siliquastrum*（Mertensex Turner）C. Agardhの特徴を示すが，主枝下部の葉はヨレモクのように反曲しないこと，また葉の形態より変異の幅が小さい主枝の形状（新井他 1996）がノコギリモクの記載により近いことから，ここではノコギリモクと同定した。ノコギリモクーヨレモク群は種の識別が難しいとされてきたグループで，分類学的にさらに詳細な検討が必要とされている（吉田 1985）。本研究に用いた母藻と同一群落から採集した標本が，北海道大学大学院理学研究科に保存されている。

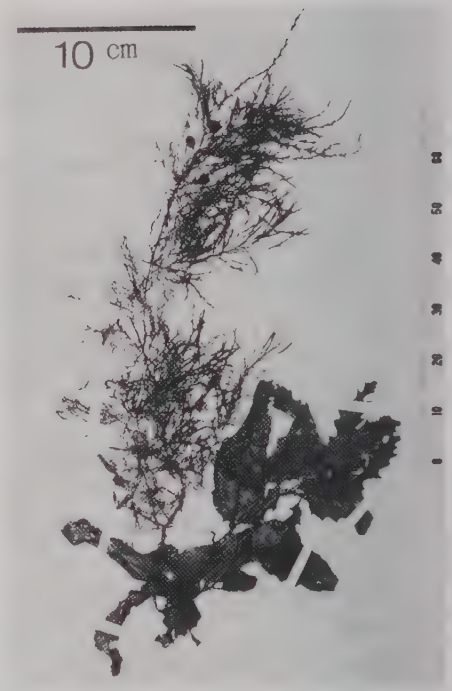


Fig. 1. *Sargassum macrocarpum* in Ohno-Seto Strait, Hiroshima Bay.

培養法及び成長測定　屋外水槽で培養していた母藻から1996年6月11日に幼胚を採取した。その時の水槽の水温は17.7°Cであった。得られた幼胚の平均サイズは長径274 ± 31 μm，短径214 ± 23 μm（n = 20），で，仮根は形成されていなかった。

採取した幼胚を滅菌海水で洗浄後，PESI添加海水培地（Tatewaki 1966）を25 ml入れたペトリ皿（直径90 mm，深さ15 mm）1枚あたりに，80～90個体をまんべんなく散布した。そのまま遮光して実験室内（室温24.0°C）に1晩静置して着生を待ち，様々な培養条件（Table 1）下に移した。光量実験区では20°C，12時間照明の下で，光源からの距離と遮光ネットで光量を6段

Table 1. Culture regimes used in the growth studies on *Sargassum macrocarpum* germlings

	Irradiance variable	Temperature variable
Photoperiod (hrs) (light-dark)	12–12	12–12
Irradiance (μ Em $^{2}s^{-1}$)	12.5, 25, 50, 100, 200, 400	25, 100
Temperature (°C)	20	5, 10, 15, 20, 25, 30

階に調節した。水温実験区には多段温度式培養庫を用いて，12時間照明の下で水温を6段階に調節した。水温実験区では，異なる光量下での水温への反応の違いを見るために25, 100 μ $Em^{-2}s^{-1}$と2段階の光条件を設定した。

培養開始から1週間ごとに，ペトリ皿1枚につき，10～20個体をランダムに間引いて10%ホルマリン海水で固定した。2週間目と4週間目の固定サンプルに対して，成長測定を行った。サンプルの中から旺盛な成長を見せているものを10個体ずつ選び，スライドガラスとカバーガラスの間にはさんでできるだけ平面的な状態とし，葉状部と付着部（仮根部と後から形成された仮根の束のような盤状組織部：後述）を実体顕微鏡あるいは倒立顕微鏡下で写真撮影した。葉状部に数枚の初期葉が形成されている場合は，互いの葉が重なり合わないように注意した。Macintosh 用の画像解析ソフト「NIH-image」を用いて，撮影した写真から葉状部・付着部の投影面積をそれぞれ測定した。NIH-imageにおいて面積を測定するときには，測定の対象と背景とのコントラストが明瞭である必要があるため，必要に応じては写真上の測定部位を油性インクで黒く塗る等の処理を施した。面積測定と同時に初期葉の枚数を数え，葉状部の最大長（付着部との境界から最も長い初期葉の先端までの長さ），最大仮根長も測定した。

結　　果

初期形態形成　母藻から分離して1晩静置後の幼胚は，全体的に細長く伸長し，仮根の形成も見られた（Fig. 2.1）。培養開始時の葉状部長，葉状部面積はそれぞれ 0.521 ± 0.061 mm，0.097 ± 0.015 mm^2，最大仮根長，付着部面積はそれぞれ 0.010 ± 0.008 mm，0.012 ± 0.008 mm^2 であった。

その後も幼胚は伸長を続け，線形全縁の第1葉になるとともに仮根も伸長した。成長の良好な培養条件下では2週間後には第1葉の上部が広がり，屈曲したへら型に変形した（Fig. 2.2）。それとともに，屈曲部に第2葉となる突起が出現した。最初に形成された仮根の間隙を埋めるように，多数の仮根を束ねたような組織が形成され（Fig. 2. 3），時間の経過とともに広がり盤状の形態となった（Fig. 2. 4）。4週間後には成長の良好な培養条件下では，第1葉が長楕円形となり，第2葉以降の初期葉も次々と形成されていた（Fig. 2. 5）。

光量と成長　Fig. 3 に，6段階の光量下で培養2週間後と4週間後のノコギリモク幼体の葉状部と付着部の面積を示した。実験条件下では全ての光量下で葉状部，付着部ともに成長した。葉状部面積は，50 μ $Em^{-2}s^{-1}$ までは光量の増加に伴って増大したが，それ以上の光量下では飽和に達し，4週間後で 10 mm^2 前後であった。しかし，飽和した光量下では，葉状部は面積では同様ながら，光量が大きいほど葉が短く多数となる傾向があり，葉1枚あたりの面積は 50 μ $Em^{-2}s^{-1}$ 下の幼体が最も大きかった（Table 2）。一方，付着部面積は光量 200 μ $Em^{-2}s^{-1}$ まで増加し続け（Fig. 3），培養4週間後の 200 μ $Em^{-2}s^{-1}$ 下で 1.34 ± 0.32 mm^2 と，ほぼ飽和に達した。付着器は，まず仮根が長く伸長し，その後さらに多数の仮根の束がその間隙を埋めていったため，最大仮根長で見た付着部の成長は，面積と

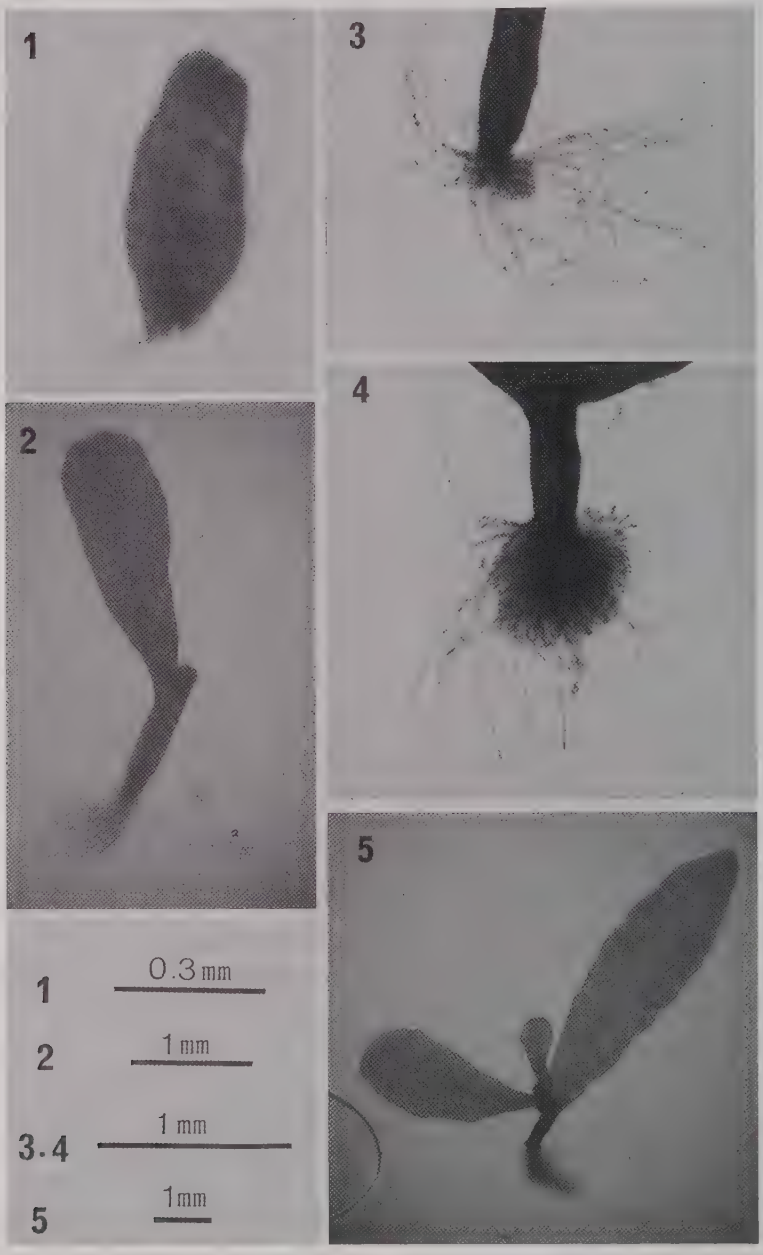


Fig. 2. Morphogenesis of *S. macrocarpum* germlings during the experiments.
1: At the start of culture experiments. Rhizoid starts to elongate.
2: Young plant after 2 weeks under 20°C, 100 μ $Em^{-2}s^{-1}$.
3: Attachment area after 2 weeks under 200 μ $Em^{-2}s^{-1}$.
Rhyzoids and discoidal holdfast only.
4: Attachment area after 4 weeks under 200 μ $Em^{-2}s^{-1}$.
5: Young plant after 4 weeks under 20°C, 100 μ $Em^{-2}s^{-1}$.

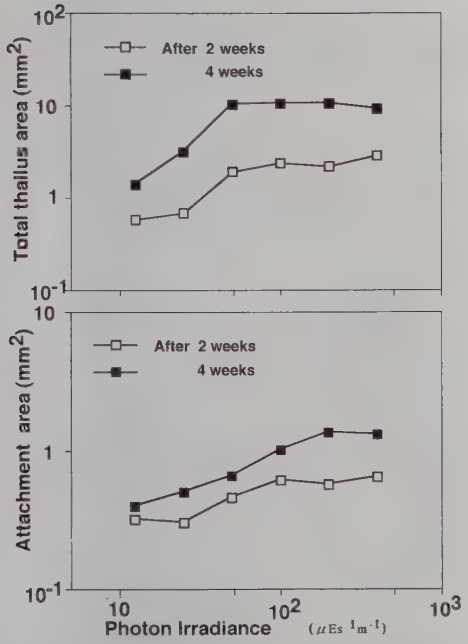


Fig. 3. The growth of *S. macrocarpum* germlings estimated as the total-thallus-area (upper) and the attachment-area (lower) at different irradiance levels. Initial: 0.097 mm² (total-thallus-area) and 0.012 mm² (attachment-area).

比較して各光量間で明瞭な差違は見られなかった（Table 2）。

水温と成長 Fig. 4 及び 5 に，水温 5～30°C，2 段階の光量条件（100, 25 μ Em^{-2}s^{-1}）下で培養 2 週間後，4 週間後のノコギリモク幼体の葉状部，付着部面積を示した。どちらの光量下においても 5°C 下では幼体はほとんど成長しなかった。

光量 100 μ Em^{-2}s^{-1} 下における葉状部面積は水温の上昇に伴って増大し，25°C 下で最大（10.40 ± 1.86 mm²）となった（Fig. 4）。形成される葉の枚数は 25°C で最大となり，初期葉 1 枚あたりの面積は 30°C 下で最大値を示した（Table 3）。光量 25 μ Em^{-2}s^{-1} 下では 100 μ Em^{-2}s^{-1} と比較して高温域における良好な成長は目立たなくなり，20°C 下で最大（3.12 ± 0.55 mm²）となった（Fig. 5）。

これに対し，付着部では特徴的な結果を示した。100 μ Em^{-2}s^{-1} 下での付着部面積の拡がりは，培養 2 週間後では 20～25°C で最も良好であったが，4 週間後では 15°C 下で最大（1.25 ± 0.17 mm²）となった（Fig. 4）。Table 4 に光量 100 μ Em^{-2}s^{-1} 下の各水温下での培養 0-2 週間，2-4 週間の葉状部・付着部面積の日平均増加量を示す。葉状部面積の増加量の各水温間での傾向が 0-2 週間と 2-4 週間とでは変わらないのと比較して，付着部面積の増加量は 0-2 週間では 20～25°C が最大であるのに対し，2-4 週間では 15°C が最大となった。高温域（25～30°C）の付着部面積の日平均増加量は後半の 2 週間では減少した。特に 30°C 下では 0-2 週間では比較的良好な増加を見せているのに対し，2-4 週間では全く増加せず，培養期間を通じて良好な成長を見せた葉状部とは対照的であった。光量 25 μ Em^{-2}s^{-1} 下では 100 μ Em^{-2}s^{-1} 下ほど顕著ではなかったが，やはり 25, 30°C での付着部面積の日平均増加量は 2-4 週間後では減少した（Fig. 5）。

Table 2. Growth of *Sargassum macrocarpum* germlings after 4 weeks of culture under various irradiance levels. Each value is the average of 10 individuals

Irradiance (μ Em^{-2}s^{-1})	12.5	25	50	100	200	400
Maximum length of thallus (mm)	2.51	3.65	6.02	6.22	5.75	5.41
Maximum length of attachment area (mm)	1.54	1.79	1.47	1.37	1.80	1.60
Number of leaves	1.0	1.7	2.4	3.0	4.0	4.3
Average area per leaf (mm²)	1.37	1.84	4.32	3.50	2.64	2.15

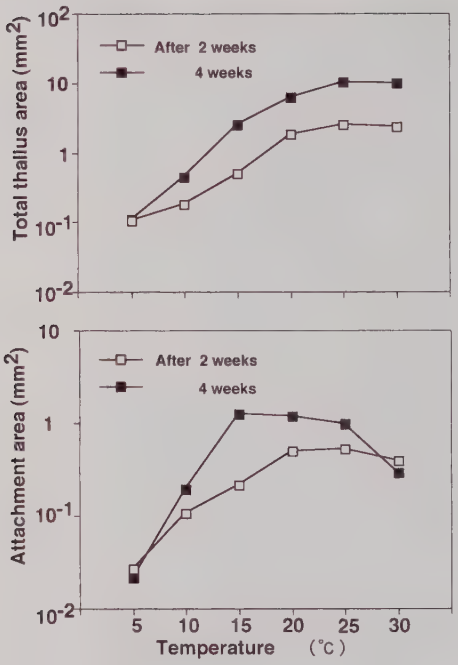


Fig. 4. The growth of *S. macrocarpum* germlings estimated as the total-thallus-area (upper) and the attachment-area (lower) at different temperatures at the illumination of 100 μ $Em^{-2}s^{-1}$.
Initial: 0.097 mm^2 (total-thallus-area) and 0.012 mm^2 (attachment-area).

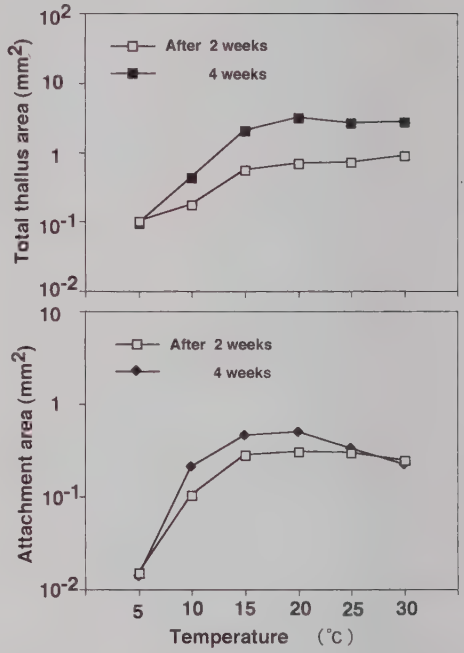


Fig. 5. The growth of *S. macrocarpum* germlings estimated as the total-thallus-area (upper) and the attachment-area (lower) at different temperatures at the illumination of 25 μ $Em^{-2}s^{-1}$.
Initial: 0.097 mm^2 (total-thallus-area) and 0.012 mm^2 (attachment-area).

考　　察

ホンダワラ類群落では，水深・波浪の影響（Yoshida *et al.* 1963），基質の安定度や砂底からの比高（今野 1985，寺脇他 1996）等環境の勾配により優占する種類が異なること，また同一場所でも時間の経過に伴い，1年生種から多年生種へ種構成が変化すること*)も報告されている。このようなホンダワラ類の分布と遷移の機構を明らかにするためには，それぞれの種の生活史特性全体を考慮する必要がある（中原 1986）が，入植に関わる幼体の成長能を調べ，様々な環境に対する適応性を考察することも重要な手がかりとなると思われる。

ホンダワラ類の初期の減耗は極めて大きく（名畑他 1981，吉田他 1997），その主要因の1つとして波浪等物理的な力による流失があり，基盤への付着力は個体の生存に大きく関わっていると考えられる。付着力の強さは付着器の大きさや構造等にも左右されるが，それほど発達した付着器を持たない幼体期には，葉状部と付着部のバランスも重要であると思われる。すなわち，付着部に比して大きな葉状部を持つ個体は，小さな葉状部を持つ個体よりも弱い海水流動で基盤からはがされやすく，波浪による減耗

*) 吉川浩二，1995：山口県東和町松ヶ鼻におけるホンダワラ類群落について－主として，9年間の種組成変化－平成7年春季水産学会講演要旨，p. 98.

Table 3. Growth of *Sargassum macrocarpum* germlings after 4 weeks of culture under various temperatures. Each value is the average of 10 individuals

	Temperature (°C)	5	10	15	20	25	30
100 μ Em^{-2}s^{-1}	Maximum length of thallus (mm)	0.56	1.30	3.35	5.42	5.93	5.67
	Maximum length of attachment area (mm)	0.26	0.85	1.50	1.89	1.86	1.10
	Number of leaves	1.0	1.0	1.9	2.9	3.9	2.9
	Average area per leaf (mm^2)	0.11	0.45	1.34	2.18	2.67	3.42
25 μ Em^{-2}s^{-1}	Maximum length of thallus (mm)	0.54	1.36	2.94	3.65	3.58	3.87
	Maximum length of attachment area (mm)	0.18	0.92	1.25	1.79	1.36	1.01
	Number of leaves	1.0	1.0	1.7	1.7	1.8	1.6
	Average area per leaf (mm^2)	0.09	0.43	1.18	1.84	1.47	1.72

Table 4. Daily increase of the total-thallus-area and the attachment-area of *S. macrocarpum* germlings during 0-2 and 2-4 weeks of culture under various temperatures at 100 μ Em^{-2}s^{-1}

	Temperature (°C) / Duration	5	10	15	20	25	30
Daily increase rate of total-thallus-area (mm^2 d^{-1})	0-2 weeks	0	0.01	0.03	0.13	0.18	0.16
	2-4 weeks	0	0.02	0.15	0.32	0.56	0.54
Daily increase rate of attachment-area (mm^2 d^{-1})	0-2 weeks	0	0.01	0.01	0.04	0.04	0.03
	2-4 weeks	0	0.01	0.07	0.05	0.03	0

Table 5. Thallus-area/attachment-area ratios of *S. macrocarpum* germlings after 2 and 4 weeks of culture under various irradiance levels at 20°C

Irradiance (μ Em^{-2}s^{-1})	12.5	25	50	100	200	400
After 2 weeks	1.8	2.3	4.3	3.9	3.8	4.5
After 4 weeks	3.5	6.3	15.7	10.3	7.9	7.1

が大きいと考えられる。

今回調べたノコギリモクでは，投影面積で見た葉状部，付着部の成長の光量，水温の最適条件は異なっていた。葉状部は，20°C 下では比較的低光量（50 μ Em^{-2}s^{-1}）で成長が飽和したのに対し，付着部は 200 μ Em^{-2}s^{-1} まで増加し続けた。また，光量 100 μ Em^{-2}s^{-1} 下では葉状部の成長の最適水温が培養期間を通じて高温域（25～30°C）にあったのに対し，付着部の発達の最適水温は培養期間の前後半では 20～25°C から 15°C 付近に低下し，特に後半では高温域での停滞が顕著であった。

Table 5 及び 6 に，それぞれ光量実験区・水温実験区の各条件下の幼体の葉状部／付着部面積

Table 6. Thallus-area/attachment-area ratios of *S. macrocarpum* germlings after 2 and 4 weeks of culture under various temperatures

	Temperature	5	10	15	20	25	30
100 μ Em^{-2}s^{-1}	After 2 weeks	4.0	1.7	2.3	3.7	4.8	6.1
	After 4 weeks	5.1	2.3	2.0	5.3	10.7	34.2
25 μ Em^{-2}s^{-1}	After 2 weeks	6.6	1.7	2.0	2.3	2.4	3.6
	After 4 weeks	6.7	2.1	4.5	6.3	8.0	12.6

比を示す。培養条件間で葉状部と付着部の面積比が大きく異なることがわかる。また同一条件下でも培養2週間後と4週間後で大きく異なり，各条件間の違いは4週間後でより顕著になる。4週間後の光量実験区では50 μ Em^{-2}s^{-1}まで面積比が増加し，それ以上の光量下では減少する。また水温実験区では4週間後には特に高温域（25～30°C）で，極めて葉状部／付着部面積比が大きくなり，その傾向は光量100 μ Em^{-2}s^{-1}下で顕著である。

これらの結果から，ノコギリモクの幼体内では，藻体の成長に関わる同化産物の体各部位への分配の様式が環境条件と成長段階により異なることが示唆される。幼体にとって生育基盤を確保することは必須であるため，まず仮根を形成する。このため光量実験区の12.5, 25 μ Em^{-2}s^{-1}下のように，光量が極めて低い時は葉状部／付着部面積比が小さくなる。しかし，ある程度の光を受けることができれば，獲得したエネルギーをより葉状部へ向けて効率的な光の捕捉に努めるものと考えられる。光条件がさらに好転すれば，エネルギーは再び付着器の発達の方へ向けられ，固着力を強化するものと考えられる。また幼体の成長段階がすすむにつれて，特に付着器の発達に対する最適水温は下がり，光量100 μ Em^{-2}s^{-1}下における高温環境下（25, 30°C）では付着部の成長は止まり，面積比は増大する。なぜ高温下では付着部の成長のみが抑えられるのかは不明であるが，このような環境下においては，葉状部と付着部の面積のバランスが崩れて，より基盤からはがれやすくなることが考えられる。

実験に用いた幼胚を得たのは6月中旬で，その時の海水温は17.7°Cであった。母藻を採取した大野瀬戸は7月下旬に表層水温が27～28°Cになり，8月下旬には30°C近くまで上昇する。また7, 8月の群落付近の海底における日中の（13-14時）光量子量は，160～800 μ Em^{-2}であった（吉田他 1997）。今回得られた培養実験の結果から推察すれば，この時期の幼体は高い流失の危険にさらされることになる。しかし，Table 6に見られるように，高温下においても低光量（25 μ Em^{-2}s^{-1}）ならばそれほど葉状部／付着部面積比が大きくなることはない。従って夏季を幼体で過ごすノコギリモクにとって，光に恵まれた場所よりも，比較的隠蔽された場所で生育する方が望ましいと思われる。多年生のノコギリモクは生育に適した場所を長期保持し「樹冠」を形成するので，群落内の海底に着生した幼体はその下部の低光量の環境である期間過ごすものと推測される。このような幼体は形態的に流失しにくくなるだけでなく，群落内では海水の流動も緩和される（大野 1985）ので，さらに生存しやすいものと考えられる。このような生態特性は，樹冠を構成する個体が寿命や波浪などの影響で流失した後，空いたギャップをあらかじめ入植していた幼体が速やかに埋める等，個体群の維持に有利に働くと考えることができる。

今後は，今回培養下で観察されたノコギリモク幼体の成長特性が，天然の現場でどのように発揮されているか，またそれが個体群の維持・更新機構にどのように作用しているかを明らかにする必要がある。同時に，他のホンダワラ類の幼体にも同様の成長測定を行い，種によってその特性に違いが見られるのか等についても検

討していく予定である。

謝　　辞

本原稿を校閲いただいた京都大学農学部の中原紘之教授，種の同定について御教ぶいただいた北海道大学理学部の吉田忠生教授に深く感謝する。また本稿を取りまとめるに当たって御助言いただいた南西海区水産研究所の森岡泰啓博士，またデータ解析に御協力いただいた奥新美鈴さんに御礼申し上げる。

文　　献

新井朱美・三浦昭雄，1991：オオバモク幼体の生長に及ぼす塩分と照度の影響.水産増殖，**39**(3), 315–319.

新井章吾・筒井功・寺脇利信，1996：能登半島に生育するホンダワラ類の概要と生態的視点を背景とした検索表. のと海洋ふれあいセンター研報，**2**, 7-16.

De Wreede, R. E., 1978: Growth in varying culture conditions of embryos of three Hawaiian species of Sargassum (Phaeophyta, Sargassaceae). *Phycologia*, **17**(1), 23–31.

布施慎一郎，1962：ガラモ場における動物群集. 生理生態，**11**(1), 23–45.

Hales, J. M. and R. L. Fletcher, 1989: Studies on the recently introduced brown alga Sargassum muticum (Yendo) Fensholt. IV. The effect of temperature, irradiance and salinity on germling growth. *Botanica Marina*, **32**, 167–176.

今野敏徳，1985：ガラモ場・カジメ場の植生構造. 月刊海洋科学 **17**(1), 57–65.

中原紘之，1986：褐藻類の生活史 XXVI 生物間の相互作用と生活史（7）群落の遷移と安定性ー5. 海洋と生物，**44**, 220–225.

名畑進一・新原義昭・松谷実・武井文雄，1981：利尻島におけるフシスジモク *Sargassum confusum* の生態. 北水試報，**23**, 53–64.

難波信由・奥田武男，1993：褐藻ジョロモクとアカモク幼胚の低照度下の生長. 日水誌，**59**(8), 1289–1295.

大野正夫，1985：概論：ガラモ場ーその環境と水産資源的効用ー月刊　海洋科学 **17**(1), 4–10.

小河久朗，1994：タマハハキモクの初期発生におよぼす温度と塩分濃度の影響. 水産増殖，**42**(1), 25–31.

小河久朗・金谷夏広・木内悦子，1995：エゾノネジモクの仮根形成に及ぼす温度と塩分の影響. 水産増殖，**43**(4), 445–448.

Smith, S. V., 1981: Marine macrophyte as a global carbon sink. *Science*, **211**, 838–840.

Tatewaki, M., 1966: Formation of a crustaceous sporophyte with unilocular sporangia in *Scytosiphon lomentaria*. *Phycologia*, **6**(1), 62–66.

月舘潤一，1984：ヤツマタモクとヨレモクの幼体の最適生長条件について. 南西水研報，(16), 1–9.

寺脇利信・吉田吾郎・吉川浩二・有馬郷司，1996：瀬戸内海西部における基面の高さ別のホンダワラ植生の観察，南西水研報，(29), 49–58.

吉田吾郎・有馬郷司・内田卓志，1995：褐藻アカモクの初期生長に及ぼす日長，照度，水温の影響. 南西水研報，(28), 21–32.

吉田吾郎・寺脇利信・吉川浩二・有馬郷司，1997：広島湾大野瀬戸における秋に成熟するアカモクの初期成長と減耗. 南西水研報，(30), 127–137.

Yoshida T., T. Sawada and M. Higaki, 1963: Sargassum vegetation growing in the sea around Tsuyazaki, North Kyushu, Japan. *Pac. Sci.*, **17**(2), 135–144.

吉田忠生，1985：ホンダワラ類の分類と分布 (8)，海洋と生物，**41**, 450–453.

1997年 1 月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 第57号 (Contribution No. A 57 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
吉田吾郎・寺脇利信：南西海区水産研究所　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石 2–17–5 (G. Yoshida, T. Terawaki: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)
新井章吾：㈱海藻研究所　〒811–01　福岡県粕屋郡新宮町湊坂 3–9–4 (S. Arai: Marine Algae Research Co., Ltd, 3–9–4 Minatozaka, Shingu, Kasuya, Fukuoka, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 147–162 (1997)

成熟母藻投入法と幼胚集積法によるオオバノコギリモク群落の形成

吉 川 浩 二

Effect of the Supply of Mature Thalli and the Shelter Methods on the Bed Formation of *Sargassum giganteifolium* YAMADA

Koji Yoshikawa

In order to form a stable sargassum bed of *Sargassum giganteifolium* YAMADA on an artificial reef two treatments of supplying mature thalli to enhance embryos (The mature thalli method) and of sheltering embryos on the reef by canvas sheets around the artificial reef (The canvas sheets method) were employed and the process of sargassum beds formation was surveyed.

Two assemblies of artificial concrete reefs, one for the mature thalli method and the other for canvas sheets method, were set on a sandy bottom of 5–6 m deep in the vicinity of natural Sargassum beds in the coastal waters of Yashiro Island in Hiroshima Bay. Some sheaves of mature *S. giganteifolium* were arranged on and around the reefs to obtain its embryo on the reefs. In the initial stage *S. horneri* predominated and it finally dominance changed to *S. giganteifolium* through a combined population of *S. giganteifolium*, *S. siliquastrum*, and *S. micracanthum*, in the three years which showed no notable difference between treatment.

The population density of *S. giganteifolium* was 50 to 60 inds./m^2 and a standing crops of about 25 kg wet weight/m^2 on the reefs for both methods. About 80 to 90 percent of the standing crops were derived from *S. giganteifolium*. The canvas sheets method resulted in a high density of *S. giganteifolium* young thalli at the first year, but the density diminished gradually to be equal to that of the mature thalli method by the third year.

Thus the both methods proved to be essential to form the stable sargassum beds of perennial species like *S. giganteifolium*.

Key wards: *Sargassum* beds formation, *Sargassum giganteifolium*, Supply of mature thalli, Canvas sheets method

日本沿岸海域には大型海藻のホンダワラ類を中心とした藻場（通称ガラモ場）が形成され，有用水産生物の生息，摂餌，産卵等の資源水産生物の涵養の場として主要な役割を果たしている。近年，埋め立てや水質汚染等の影響によって藻場の衰退や減少は著しく，水産上のみならず地球環境の保全の観点から，その重要性が認識され，藻場造成に関しても様々な調査・研究がなされている。

太平洋外海域では瀬戸口（1978），中久・小島（1983）は，コンクリートブロックを投入してホンダワラ類藻場の造成を試みたが，群落形成過程で魚類および巻貝類の食害や強い波浪等により生残率の低下をきたして造成を極めて困難と

ホンダワラ藻場造成に関する研究—IV．本研究はマリーンランチング計画およびバイオコスモス計画にもとづいた成果である。
BCP 97-IV-D-1

したとの報告がある。瀬戸内海域では山内（1984），田染（1985）がのり網や植毛板浮き礁などの人工的な基盤に幼胚を着生させて，単年生アカモク群落の造成を成功させている。しかし，アカモクは成長が速く，1年目の繁茂期には大きな現存量が得られたものの，繁茂期を過ぎるとそれが激減した。また，筆者は1982年以来天然ホンダワラ類藻場において出現する各種の生長や成熟および群落遷移等を中心にした生態学的研究を進めると共に，藻場造成を実証するための調査・研究にも取り組んできたが，それに基づく知見でも瀬戸内海域におけるホンダワラ類藻場の多くは，春季（3～5月）にはアカモクの最繁茂により群落規模（現存量）は年間で最大となるが，夏季（6～8月）になるとアカモクの枯死・流失に伴いそれは年間で最小になった*)。この様に造成藻場でも天然藻場でも，アカモクは成長が速く，1年目の繁茂期には大きな現存量が得られるものの，寿命が1年と短いため繁茂期を終えると枯死・流失して藻場が著しく貧弱化する。また，翌年の繁茂期でも藻場の現存量は極めて小さいため，これを直接あるいは間接的に利用する幼稚仔魚及びアワビ，サザエ，ウニ，ナマコ等の有用水産生物の餌料及び棲み場としての漁場価値が低下することが欠点となる（吉川，1985a）。

そこで，藻場の現存量を周年に亘って安定化させる造成手法の開発は新たな課題となり，このため成長が遅いものの数年間生存し，比較的安定した現存量が期待できる多年生ホンダワラ類による藻場造成やその維持・管理技術の開発が求められている。

著者は前報（吉川，1987）で，ホンダワラ類藻場の現存量を周年的に安定化するために，アカモクとは繁茂時期の異なる多年生ホンダワラ類による優占群落を人為的に造成することを目的に，ヤツマタモク *Sargassum patens* の優占群落造成を図ったところ，数年間に亘って群落が安定的に維持されたことを観察した。

本研究は，確実で合理的な藻場造成技術を開発することと，造成群落の周年化を目的として，試験海域内では水深5 m以深の海域にしか生育がみられない多年生種のオオバノコギリモク *Sargassum giganteifolium* YAMADA を造成対象種として選定し，その成熟母藻を設置藻礁の周辺部へ投入して幼胚の着生を図る方法（以下，成熟母藻投入法と称する）と、前報（吉川，1987）で用いた成熟母藻から落下する幼胚の設置藻礁への着生を効果的に図る方法（以下，幼胚集積法と称する）により群落造成を試み，その形成過程および群落形成後の変化を約4年間に亘り観察した結果を検討した。また，群落造成技術としての上記2手法の差異を明らかにして，藻場を周年化するための造成技術としての適否についても検討したので，その大要をまとめここに報告する。

実 験 方 法

本造成試験は前報（吉川，1985b，1986，1987）と同じ山口県大島郡東和町伊保田松ケ鼻地先で実施した。

造成試験区としてFig. 1に示すごとく本試験海域内の東側へ成熟母藻投入区を，西側へ幼胚集積区を設定し，1985年5月17日にFig. 2に示した藻礁を各々16基づつを，Fig. 3の通り配置した。両藻礁設置点とも海底は砂質帯であり，近傍には天然ホンダワラ類群落が自生する。藻礁設置点の水深は成熟母藻投入区が約5.1 m，幼胚集積区が約5.8 mで，その水深差は約0.7 mであった。

成熟母藻投入法で用いたオオバノコギリモクの成熟母藻は1985年6月18日に本試験海域内で採集し，その1～3個体の根茎部を小石に縛り，藻礁上面および藻礁周辺の海底6ケ所へほぼ均等になるよう船上より投入静置した。成熟母藻の静置期間は7月19日までの31日間とした。

一方，幼胚集積法で用いたオオバノコギリモクの成熟母藻は1985年7月1日に本試験海域内

*) 吉川浩二，1995：山口県東和町松ケ鼻におけるホンダワラ類群落について，主として，9年間の種組成変化．日本水産学会春季大会講演要旨集，98.

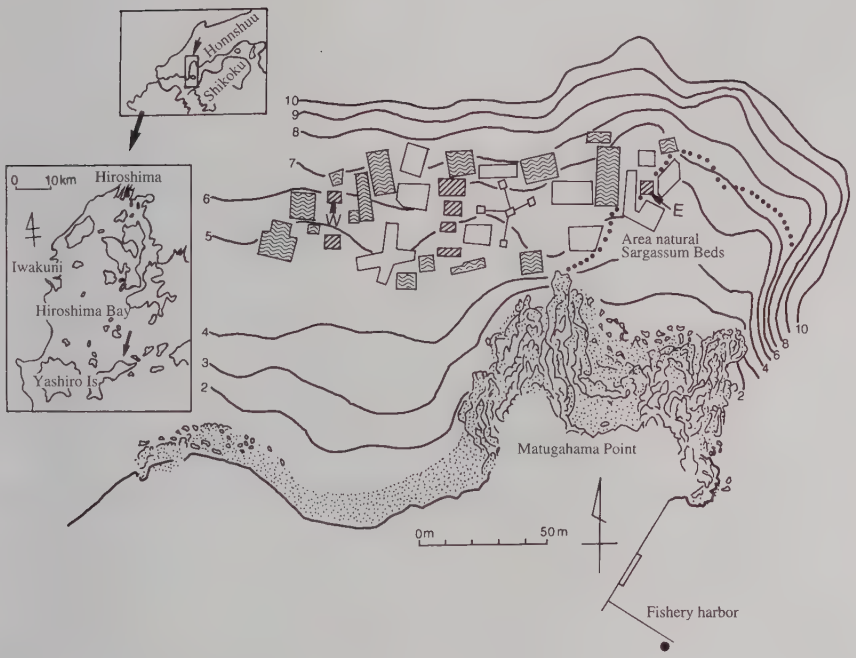


Fig. 1. Location of the artificial seaweed reefs and water depth contours.
The striped areas show artificial seaweed reefs in the present experiment, and the open areas show those from a previous experiment, and a ripple mark areas show after experimet.
E : Experimental area with the supply of mature thalli method.
W : Experimental area with the shelter of canvas sheets method.
* The Datum Level for soundings of Towa town ⋯+1.76 m and number shows depth shown in meters.

で採集し，その 2～5 個体の根茎部を小石に縛り，6 ケ所の藻礁を選びそれらの上面へ潜水作業により静置した。幼胚集積法は設置藻礁の上面へ幼胚の着生を効率的に図ろうとするもので，方法については前報（吉川，1987）に準じて藻礁周辺部をシートで囲み，その中の藻礁上面へ成熟母藻を静置して，幼胚の着生を促進させた。成熟母藻の静置期間は同年 7 月 19 日までの 19 日間とした。

1985年 8 月下旬にホンダワラ類幼体の着生を両試験区ともに確認し得たので，これ以後 1989 年 2 月下旬までの約 4 年間に亘り目視観察と坪刈調査を実施した。坪刈調査は 2～4 ケ月毎に潜水により行い，群落形成初期には 10 cm×10 cm，その後は 25 cm×20 cm の枠を用いて，両試験区の藻礁上面 1～2 ケ所で採集した。坪刈調

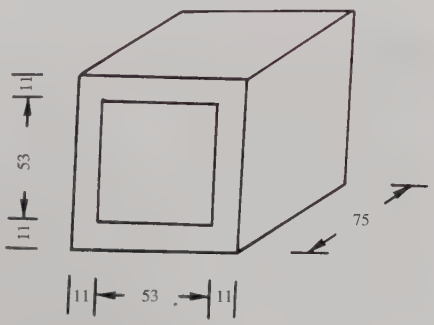


Fig. 2. Artificial reef blocks for used in the present experiment (unit: cm).

査で得られたホンダワラ類および海藻類は種類毎に分け，各個体の全長と湿重量を測定した。また，オオバノコギリモクおよび他ホンダワラ

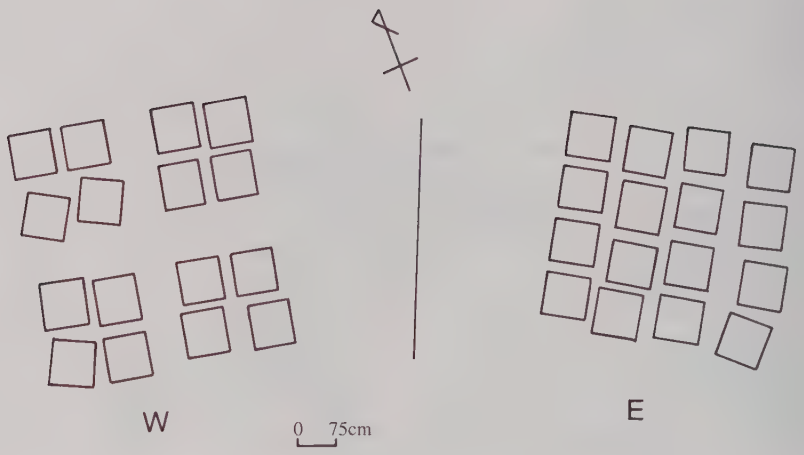


Fig. 3. Detailed horizontal arrangement of the artificial reefs for settling of the embryos of seaweed from mature *S. giganteifolium*.
E : For the mature thalli method.
W : For the canvas sheets method.

類の成熟は，生殖器床の形成や成熟卵等の有無により確認した。

なお，試験海域の生育環境を調べるため，調査海域に近い東和町伊保田漁港内の表層水温を漁業者に委託して毎日9時（頃）に測定し，旬平均を求めた。

結　　果

現存量の変化　群落形成過程における成熟母藻投入区と幼胚集積区の全ホンダワラ類の現存量は，生育密度（個体数／m^2）と湿重量（kg／m^2）で求めてFig. 4に示した。

試験開始後約2ケ月を経過した1985年8月下旬には，両試験区とも4～5種のホンダワラ類が着生し，それらは既に幼体となっていた。この時点および10月中旬には初期群落形成したが，この期間でホンダワラ類の生育密度は，成熟母藻投入区が780から560個体／m^2に，幼胚集積区が760から990個体／m^2に推移した。これ以降同年12月中旬の間では，各種のホンダワラ類は茎や枝の伸長が顕著となり，その形態的特徴が発現したため全種の判定も可能となった。

試験開始後約9ケ月を経過した1986年4月上旬には，両試験区の群落は1回目の最繁茂期に達した。成熟母藻投入区の全ホンダワラ類の生育密度は350個体／m^2となり，同様に，幼胚集積区では350個体／m^2となった。試験開始後約14ケ月以上を経過した1986年10月中旬（秋季）になると，両試験区の全ホンダワラ類の現存量は，4～5月頃（春季）に比べるとかなり減少した。

1987年5月下旬には再び繁茂期に達して，全ホンダワラ類の現存量は，成熟母藻投入区では生育密度が180個体／m^2，幼胚集積区では200個体／m^2となった。これ以降両試験区の群落規模は1年目に比べてかなり小さくなり，約26ケ月を経過した1987年9月上旬の全ホンダワラ類の生育密度は，成熟母藻投入区では190個体／m^2，幼胚集積区では170個体／m^2となった。そして，約34ケ月を経過した1988年5月上旬には両試験区とも3回目の繁茂期に達して，全ホンダワラ類の生育密度は成熟母藻投入区では90個体／m^2，幼胚集積区では120個体／m^2となった。約39ヶ月を経過した1988年10月上旬の秋季には群落が肥大し始め，約41ヶ月を経過した1988年12月上旬から約43ケ月を経過した1989年2月中旬の間には両試験区の群落は4回目の

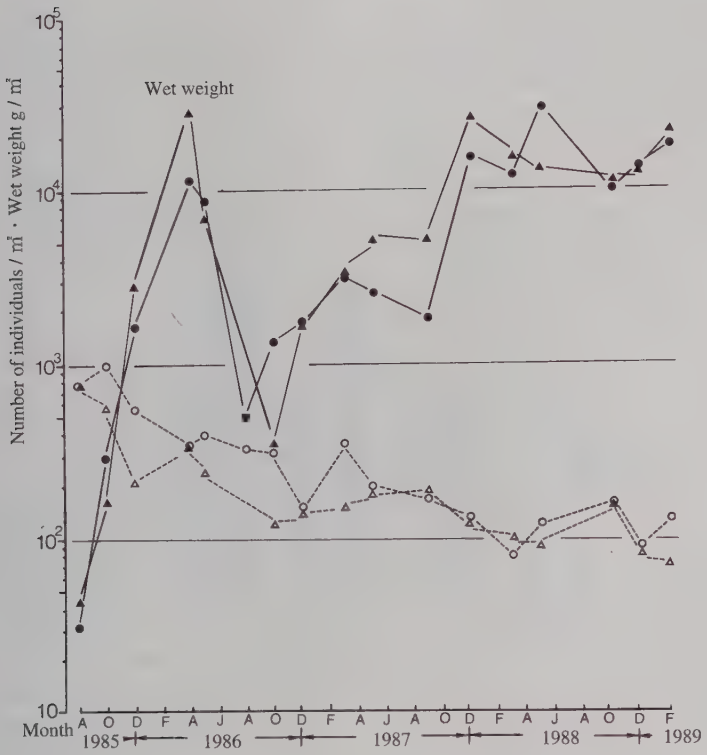


Fig. 4. Standing crops of all Sargassaceae in this experiment.
▲, △ : mature thalli method
●, ○ : canvas sheets method

最繁茂期に達した。2 月中旬における全ホンダワラ類の生育密度は成熟母藻投入区では 70 個体／m^2，幼胚集積区では 130 個体／m^2 となった。

この生育密度の変化に対して湿重量の変化をみると，1985年 8 月下旬および 10 月中旬の初期群落形成期では，全ホンダワラ類の現存量は成熟母藻投入区が 0.04 から 0.16 kg／m^2 に，幼胚集積区が 0.03 から 0.29 kg／m^2 に増加したたもの，量的には極めて少なく，変化も小さかった。これ以降同年 12 月中旬までの間には全ホンダワラ類の湿重量は両区ともに増加し，成熟母藻投入区が 2.8 kg／m^2，幼胚集積区が 1.7 kg／m^2 となった。そして，1 回目の最繁茂期に達した 1986年 4 月上旬には，全ホンダワラ類の湿重量は成熟母藻投入区が 27.0 kg／m^2，幼胚集積区が 11.3 kg／m^2 となった。

1986年 10 月上旬の秋季では，両試験区の全ホンダワラ類の現存量は，4～5 月頃（春季）に比べると急減した。この時点における全ホンダワラ類の湿重量は成熟母藻投入区が 0.4 kg／m^2，幼胚集積区が 1.3 kg／m^2 となった。この後より全ホンダワラ類の現存量は緩やかに増加して，1987年 5 月下旬には再び繁茂期に達した。全ホンダワラ類の湿重量は成熟母藻投入区では 5.1 kg／m^2，幼胚集積区では 2.7 kg／m^2 となった。これ以降秋季の間では両試験区の現存量はほとんど変化していない。しかし，冬季に入ると急速に群落が肥大し始め，約 29 ケ月を経過した 1987年 12 月中旬の全ホンダワラ類の湿重量は，成熟母藻投入区では 25.9 kg／m^2，幼胚集積区では

15.3 kg／m² となり，特に成熟母藻投入区の増加が顕著であった。そして，約 34 ケ月を経過した 1988年 5 月中旬には 3 回目の繁茂期に達して，全ホンダワラ類の湿重量は，成熟母藻投入区が 13.7 kg／m²，幼胚集積区が 29.0 kg／m² となった。さらに，約 41 ヶ月を経過した 1988年 12 月上旬から約 43 ケ月を経過した 1989年 2 月中旬の間には両試験区の群落は 4 回目の最繁茂期に達した。2 月中旬における全ホンダワラ類の湿重量は，成熟母藻投入区が 22.2 kg／m²，幼胚集積区が 18.5 kg／m² となった。

この様な全ホンダワラ類の現存量の変化に対して，造成対象種オオバノコギリモクの現存量についても生育密度と湿重量で求め，その変化をみた。ここには生育密度についてのみ Fig. 5 に示した。

各年度毎の群落最繁茂期におけるオオバノコギリモクの生育密度は，成熟母藻投入区では 1 年目が 100個体／m² で，2 年目が 60 個体／m²，3 年目が 50個体／m²，4 年目が 30 個体／m² となり，年月の経過とともに徐々に減少した。これに対して，幼胚集積区では同様に，240 個体／m²，120 個体／m²，60 個体／m²，90 個体／m² となり，3 年目までは減少したが，4 年目には増加した。この様に全試験期間を通してみると，オオバノコギリモクの生育密度は両試験区とも減少傾向を示し，2 年目以降ではその増減の幅が小さくなった。両試験区の生育密度の推移をみると，幼胚集積区の生育密度は成熟母藻投入区よりも概ね 倍程度の高い値を示すとともに，成熟母藻投入区の 2 年目の密度（60 個体／m²）以下にはならなかった。

ここで，両試験区における群落形成過程をみるため，各年度毎の群落最繁茂期における主要構成種の生育密度と湿重量は Fig. 6, 7 に示し，それらの上位 2 種について生育密度と湿重量の変化をみた。

1985年 8 月下旬および 10 月中旬の初期群落形成時における主要構成種は単年生種のアカモク *S. horneri* C. AGARDH で，秋季以降それが急速に生長して 1986年 4 月上旬には 1 年目の最繁茂期となったが，両試験区とも単年生種アカモクによる優占群落を形成した。この時点での現存量は成熟母藻投入区ではアカモクが第 1 位で，その生育密度が 110 個体／m²，湿重量が約 26.1 kg／m² となり，第 2 位がオオバノコギリモクで

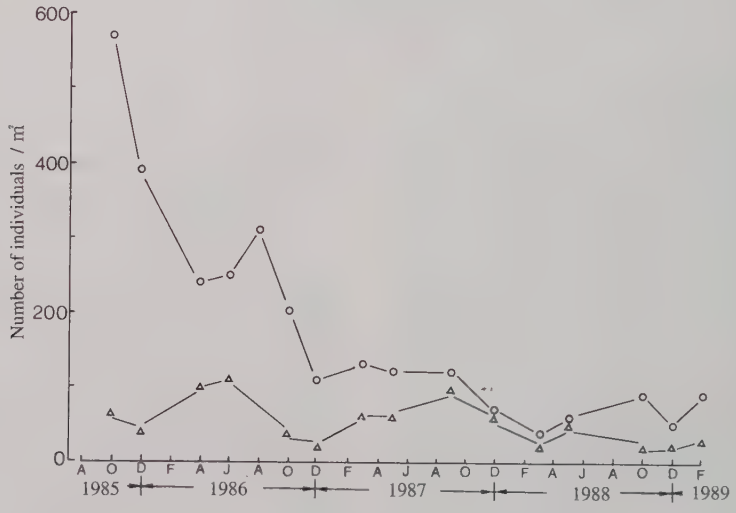


Fig. 5. Annual and seasonal variation in the number of individuals of *S. giganteifolium*, Oct. 1985–Feb. 1989.
△ : mature thalli method
○ : canvas sheets method

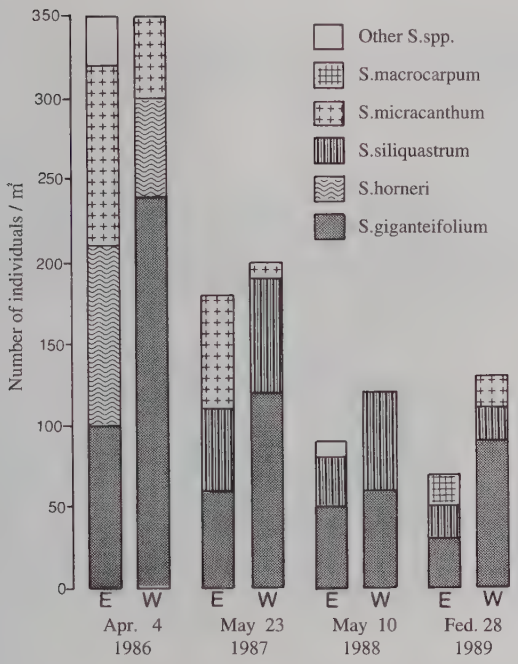


Fig. 6. Annual change of the standing crops of individuals of *Sarugasaum* species in each year.
E : mature thalli method
W : canvas sheets method

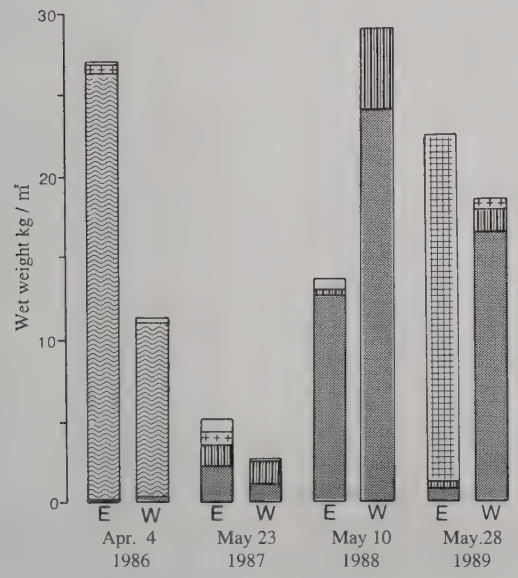


Fig. 7. Annual change of the standing crops of wet weight in *Sarugasaum* species in each year.
keys are the same as Fig. 6.

各々 100 個体／m²，約 0.2 kg／m² となった。同様に，幼胚集積区ではアカモクが第 1 位で，その現存量は各々 60 個体／m²，約 10.7 kg／m² となり，第 2 位がオオバノコギリモクで各々 240 個体／m²，約 0.4 kg／m² となった。

2 回目の最繁茂期となった1987年 5 月下旬には，両試験区の群落はアカモクに替わってトゲモク *S. micracanthum* ENDLICHER やヨレモク *S. siliquastrum* (TARNER) C. AGARDH およびオオバノコギリモク等による混生群落を形成した。特に，ヨレモクの着生は 10 月中旬に初めて両試験区で確認されたが，これは藻礁設置後約 1 年以上を経過していた。この時点での現存量は，成熟母藻投入区ではオオバノコギリモクが第 1 位で，生育密度が 60 個体／m²，湿重量が約 2.3 kg／m² となり，第 2 位がトゲモクで各々 70 個体／m²，約 1.7 kg／m² となった。同様に，幼胚集積区ではオオバノコギリモクが第 1 位で各々 120 個体／m²，約 1.1 kg／m²，第 2 位がヨレモクで各々 70 個体／m²，約 1.4 kg／m² となった。

3 回目の最繁茂期となった 1988年 5 月中旬には，両試験区の群落はオオバノコギリモクの生長に伴って肥大するとともに，ヨレモクやトゲモクも加わって，より安定した混生群落を形成した。成熟母藻投入区ではオオバノコギリモクが第 1 位で，その現存量は生育密度が 50 個体／m²，湿重量が約 12.6 kg／m² となり，第 2 位がトゲモクで各々 30 個体／m²，約 0.4 kg／m² となった。同様に，幼胚集積区ではオオバノコギリモクが第 1 位で各々 60 個体／m²，約 24.1 kg／m²，第 2 位がヨレモクで各々 60 個体／m²，約 4.9 kg／m² となった。

4 回目の最繁茂期となった 1989年 2 月下旬には，成熟母藻投入区ではノコギリモク *S. macrocarpum* C. AGARDH（吉田，1983）が急増して第 1 位となり，その現存量は個体密度が 20 個体／m²，湿重量が約 21.4 kg／m² となった。第 2 位がオオバノコギリモクで各々 30 個体／m²，約 0.8 kg／m² と極めて少ない。これに対して，幼胚集積区ではオオバノコギリモクが第 1 位で各々 90 個体／m²，約 16.5 kg／m²，第 2 位がヨレモクで各々 20 個体／m²，約 1.4 kg／m² となった。

この様に，1985年 5 月中旬以降アカモクの枯死・流失後には両試験区ともオオバノコギリモク優占の混生群落か，オオバノコギリモクの単一優占群落を形成した。

造成対象種であるオオバノコギリモク優占群落の形成速度は，幼胚集積区では 1 年目の後半には既に形成されたのに対して，成熟母藻投入区のそれには 2 年目の後半以降で，前者が後者に比べてかなり速い。形成された群落は周年を通してみると，春季が繁茂期，夏季が衰退期，秋季が再形成期となり，このパターンは 2 年目以降もほぼ同じであった。

なお，両試験区ともにホンダワラ類が優占的に繁茂したが，それ以外の海藻の出現状況は群落形成初期にアナアオサ *Ulva pertusa* KJELLMAN，ヒラムチモ *Cutleria multifida* GREVILLE，ウミウチワ *Padina arborescens* HOLMES が大量に藻礁上面を覆ったが，冬季にはほとんど消失した。その後は，毎年秋季にはそれら 3 種と小型紅藻類等の着生があったものの量的には 0.1 kg／m² 以下と極めて少ない。また，小型紅藻類のユカリ *Plocamium telfairiae* HARVEY やエゴノリ *Compylaephora hypnaeoidea* J. AGARDH 等の着生は稀で，その量が少ない。従って，これら小型海藻類が群落形成や群落の持続を阻害することはなかった。

群落の優占種が全ホンダワラ類の個体数および湿重量に占める割合　群落形成過程における種組成の変化から遷移実態を明らかにするため，主要構成種の各々が全ホンダワラ類の個体数および湿重量に占める割合を求めたが，そのうち個体数に占める割合についてのみ Fig. 8 に示した。

オオバノコギリモクが全ホンダワラ類の個体数および湿重量に占める割合は，初期群落形成時の 1985年 8 月下旬から 1 年目の繁茂期となった 1986年 5 月中旬までの約 10 ケ月間には，成熟母藻投入区では個体数が約 10～46%，湿重量が約 1～11%，幼胚集積区では各々約 11～71% と約 3～18% の範囲で推移した。そして，1986年 8 月以降から秋季にかけて群落の再形成が始まり，1987年 5 月下旬には個体数および湿重量

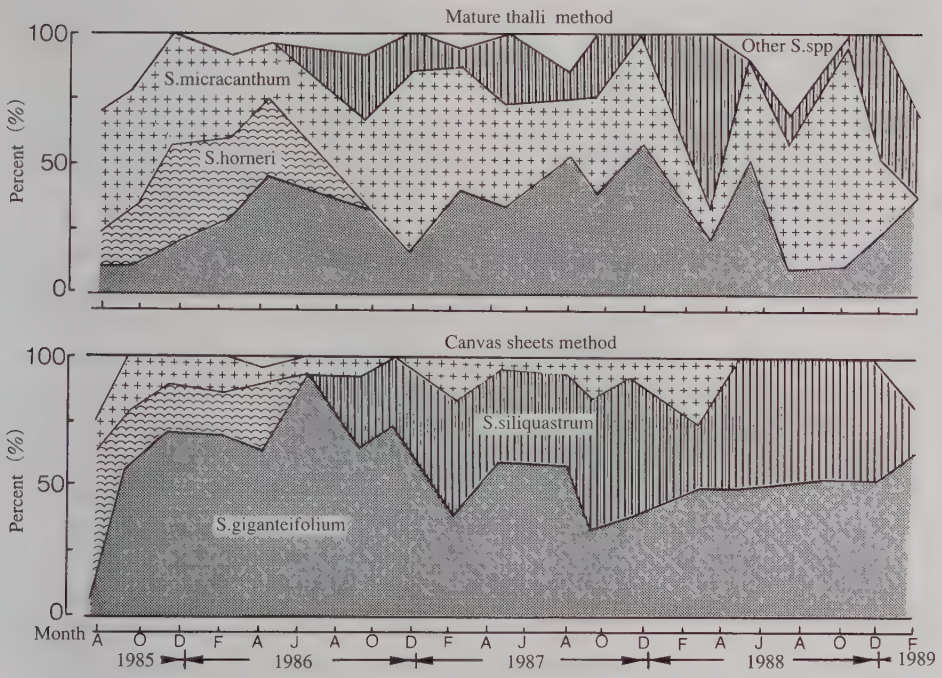


Fig. 8. Number of individuals of each species of Sargassaceae, Aug. 1985–Feb. 1989.

が占める割合は最大となった。この約10ケ月間でオオバノコギリモクの占める割合は，成熟母藻投入区では体数が約 14～40%，湿重量が約 26～44%，幼胚集積区では各々約 37～73% と約 42～91% の範囲で推移した。その後より 1987年秋季（9月上旬）には残存オオバノコギリモクの生長に伴い群落が急速に肥大して，1988年 5 月中旬には 3 回目の群落最繁茂期に達した。この時点でオオバノコギリモクが全ホンダワラ類に占める割合は，成熟母藻投入区では個体数が約 56%，湿重量が約 92%，幼胚集積区では各々約 50%，約 83% となった。4 回目にオオバノコギリモクが占める割合が最大となる時期は，成熟母藻投入区が 1988年 12 月下旬，幼胚集積区が 1989年 2 月下旬となり両試験区で異なった。前者ではオオバノコギリモクの占める割合は個体数が約 43%，湿重量が約 4%，後者では各々約 69%，約 89% となった。

次に，オオバノコギリモク以外の他種が全ホンダワラ類の個体数および湿重量に占める割合は以下のごとくであった。

アカモクが全ホンダワラ類に占める割合は，両試験区とも約 1 年後の 1986年 4～5 月（春季）に 92～97% と極めて高い値を示し，群落の主要構成種となった。しかし，アカモクは 2 年目以降では全く出現がなく，群落形成には関与していない。

ヨレモクは約 1 年以上を経過した 1986年 10 月中旬に両試験区で始めて出現したが，それが全ホンダワラ類の個体数および湿重量に占める割合は，成熟母藻投入区では各々約 25%，約 32%，幼胚集積区では各々約 29%，約 57% であった。1988年 3 月下旬には全試験期間を通じてそれら最大値を示し，成熟母藻投入区で個体数が約 70%，湿重量が約 99%，幼胚集積区では各々約 25%，約 50% であったこの期間以外では，成熟母藻投入区で個体数が 25～50%，湿重量が 24～36%，幼胚集積区で各々 29～44%，50～53% の範囲で推移したが，それらの割合は季節や年によって変動が大かった。

トゲモクは初期群落形成時の1985年8月下旬には，両試験区ともに既に幼体となって多数出現したが，それが全ホンダワラ類の個体数および湿重量に占める割合は，成熟母藻投入区では各々約46%，湿重量が約77%，幼胚集積区では各々約11%，約9%であった。これ以降，トゲモクの個体数および湿重量が占める割合は，成熟母藻投入区では各々31～81%，2～64%の範囲で，幼胚集積区では各々5～15%，2～15%の範囲で推移した。それらの割合はヨレモクと同様に季節や年によって変動が大きかった。

以上の様な群落形成過程における種組成の変化から，両試験区の群落は試験開始後1年でアカモクが優占した。しかし，2年目に入ると，オオバノコギリモクが全ホンダワラ類に占める割合はかなり高くなった。個体密度および湿重量の占める割合は成熟母藻投入区に比べて幼胚集積区の方がいずれも高い値を示した。即ち幼胚集積区では主要構成種はオオバノコギリモクとなり，種組成は1年目に比べると単純となって，群落の様相が大きく変化した。約2年を経過した頃からオオバノコギリモクが全ホンダワラ類に占める割合が両試験区ともやや低い値で推移したため，群落は混生群落化したが，3年目の秋季になると成熟母藻投入区では急速にその優占群落を形成するに至った。加えて，両試験区ともに生殖器床や，その成熟卵を有する藻体が出現し，後継群を形成した。

オオバノコギリモクの生長　群落形成過程におけるオオバノコギリモクの生長を個体の平均主枝長と湿重量で求めてFig. 9と10に示した。

オオバノコギリモクは1985年10月中旬に初めて識別が可能となったが，その生長をみると成熟母藻投入区，幼胚集積区ともに主茎の伸長がほとんど無く，極めて緩慢であった。約1年を経過した1986年4～5月でも両試験区のオオバノコギリモクは幼体のままで，平均主枝長が2cm以下，湿重量も4g以下であった。しかし，1986年の夏が過ぎて秋になると主枝が急速に伸長するとともに，側枝や葉も増え，やがて気胞も形成され若い成体となった（Fig. 11）。

1987年5月下旬には，オオバノコギリモクの個体平均主枝長と個体平均湿重量は，母藻投入

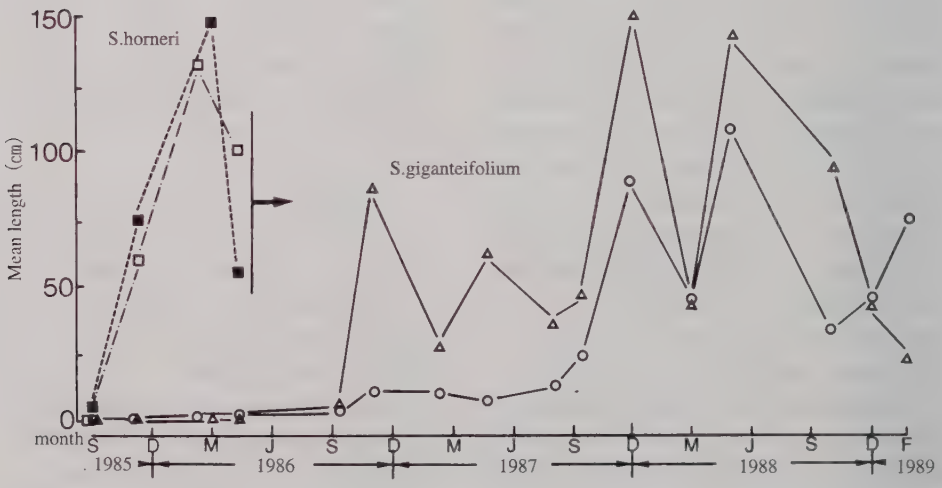


Fig. 9. Annual and seasonal variation of the mean length of *S. giganteifolium* and *S. horneri*, Aug. 1985–Feb. 1989.
△, □ : mature thalli method
○, ■ : canvas sheets method
→ : *S. horneri* showed no occurrence after May 1986.

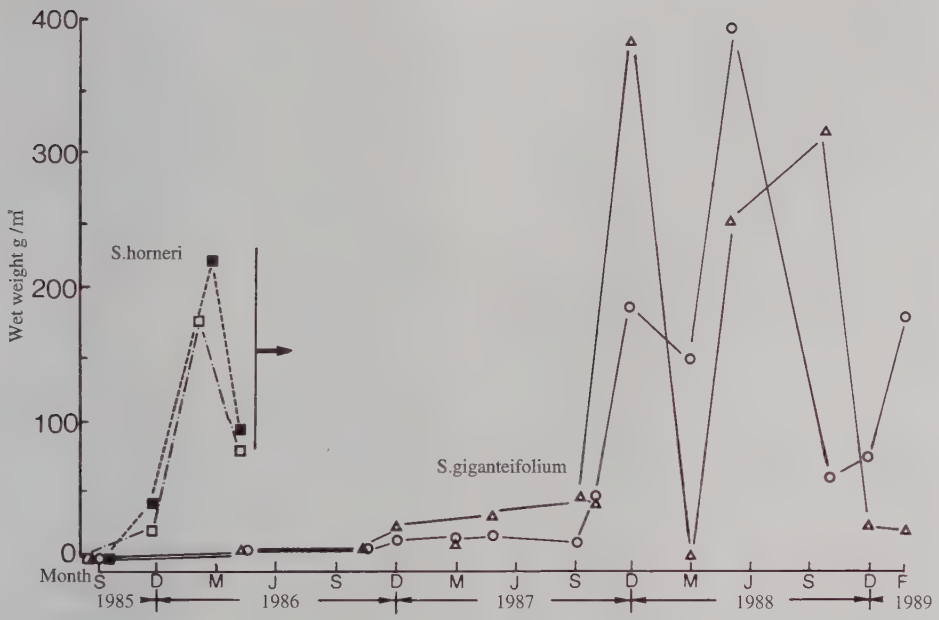


Fig. 10. Annual and seasonal variation of the wet weight in *S. giganteifolium* and *S. horneri*, Aug. 1985–Feb. 1989.
△, □ : mature thalli method
○, ■ : canvas sheets method
→ : *S. horneri* showed no occurrence after May 1986.

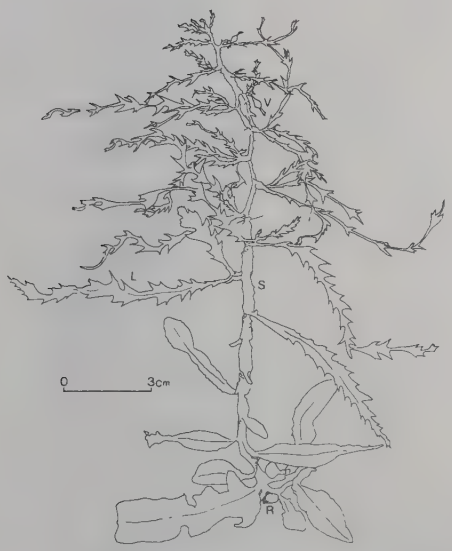


Fig. 11. Thallus of the young stage of *S. giganteifoluim*. Main shoot (S); Vesicke (V); Primary leaf (L); Root (R).

区では 61.5 cm と 37.6 g，幼胚集積区では 6.9 cm と 9.3 g となった。同様に，1987年 12 月中旬には，母藻投入区では各々 149.7 cm と 391.3 g，幼胚集積区では各々 86.4 cm と 192.4 g となった。なお，1988年 5 月中旬には，成熟母藻投入区では各々 138.4 と 251.3 g，幼胚集積区では 107.0 cm と 402.3 g となった。そして，1988年 3～5 月には，両試験区のオオバノコギリモク藻体に生殖器床が形成され，一部の個体では成熟していたが，その一方で 5 月下旬には，藻体先端や葉部は末枯れする等の流失を開始した。1988年 8～10 月（夏季から秋季）にかけてオオバノコギリモクの個体平均主枝長と個体平均湿重量の値は低くなったが，これは新生個体の加入と，一方では先着の寿命の長い成体が枯死・流失後の回復状態にあったためである。1989年 2 月下旬現在オオバノコギリモクの個体平均主枝長と個体平均湿重量は，成熟母藻投入区では 20.0 cm と 26.9 g，幼胚集積区では 77.4 cm と

183.4 g となった。特に，幼胚集積区では残存個体，新生個体とも藻体の伸長が活発になった。

以上の結果から，オバノコギリモク生長は 1 年間では総じて緩慢であるが，2 年目に入ると急激に生長を開始し，3 年目の後半には藻体長が 1 m を越えて，成熟する個体もみられた。その後多くの個体は根と基部を残して流失したため，主枝長と湿重量は減少した。

なお，毎年同時期になると，オオバノコギリモク藻体の残存根茎部から主枝が萌出し，その数は増加の一途で，3 年目，4 年目には 1 藻体に 10 数本以上を有するようになった。

試験海域の水温 試験海域の生育環境として，調査海域に近い東和町伊保田漁港内で毎日 9 時に表層水温を測定し，旬平均を求め Fig. 12 に示した。

1985年度の特徴は同年 6 月に試験開始したが，この直後の夏季では高水温で推移した。これは 4 年間を通じて最も高く，その最高水温が 26.2°C となった。1986年度の特徴は冬季が低水温で推移し，これは 4 年間を通じて最も低く，その最低値が 9.1°C となった。1987年度の特徴は冬季後半から夏季ににかけて水温が高めに推移し，秋季後半から冬季前半にかけてもやや高めに推移した。1988年度の特徴は冬季にやや水温が高めに推移し，秋季から冬季前半ではやや低めに推移した。この様に本海域の水温は試験の 4 年間を通じても，また年度および季節によっても変化が微妙に異なるが，概ね 9～26°C の範囲であった。

考 察

1985年春季に藻礁を投入設置し，成熟母藻投入法と幼胚集積法の二つの異なった造成手法を用いて多年生種オバノコギリモクの群落造成を図ったところ，両試験区ともに約 1 年後の群落繁茂期時には単年生アカモク優占群落を形成した（Fig. 7）。このことは本試験海域で多年生種ヤツマタモク *S. patens* C. AGARDH の群落造成を図ったところ，1 年目の群落繁茂期にはアカモク優占群落が形成された結果（吉川，1987）とも一致した。従って，本試験海域では藻礁投

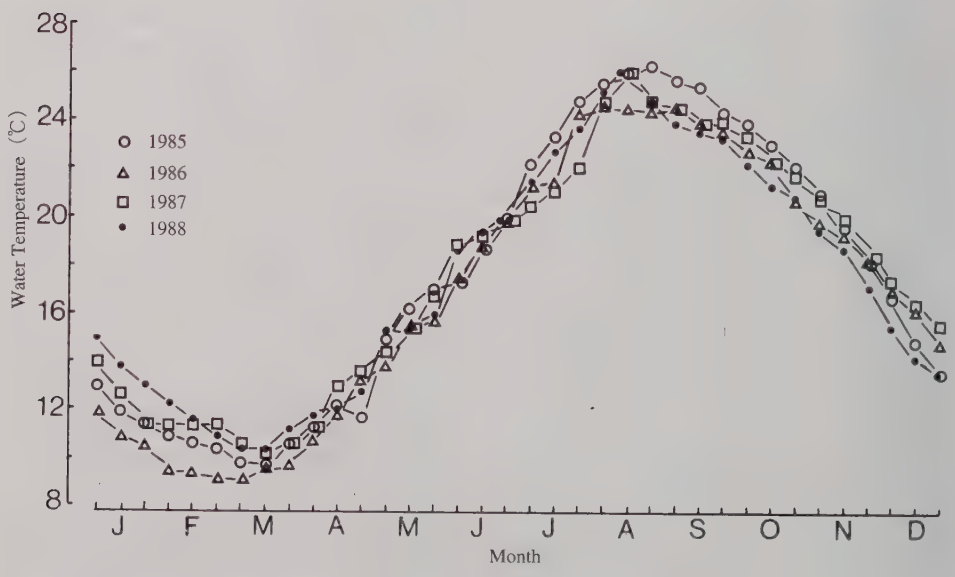


Fig. 12. Ten day mean temperatures of the surface water at the fishery harbor near Matugahana Point (see Fig. 1), Jan. 1985–Dec. 1988.

入等によって新基質面が確保されるならば，1年目の群落繁茂期にアカモクの優占群落を形成することが今回でも明らかになった。

両手法によって群落形成初期に多数着生したオオバノコギリモクは年月の経過とともに徐々に密度が低下するものの，この間には緩やかに生長し，特にアカモクが枯死・流失した秋季以降になると急速に伸長した。そして，天然藻場に由来して着生，生育したトゲモク，ヨレモク等の他の多年生種とともに混生群落を形成し，その主要構成種となった。その後幼胚集積区では2年目の後半から，成熟母藻投入区では丸3年を経過してからオオバノコギリモクの優占群落を形成した。3年目の終りには両試験区ともにオオバノコギリモクの優占群落となった。この様に，群落遷移は1年目以降オオバノコギリモクを中心に，それと2〜3種の多年生種によって群落構造が若干異変する程度である。従って，群落遷移のパターンはアカモク優占群落→オオバノコギリモク・ヨレモク・トゲモクによる混生群落→オオバノコギリモク優占群落となることが明らかになった。

1985年5月に同海域へ設置した藻礁では，1年目にはアカモク群落が，2年目には多年生種のヨレモク，トゲモク，タマハハキモクの混生群落が，3年目以降にはヨレモクの優占群落が形成されたが，ここでは2,3年目でもオオバノコギリモクの着生はなかった（未発表）。したがって，本海域でのホンダワラ類の群落遷移は，単年生種アカモクから多年生種のヨレモク，トゲモク，タマハハキモク等の混生群落を形成した後，その後は1種または2種の多年生種による優占群落へと進行することが明らかになった。

今野（1985）はホンダワラ類の群落構造がその生育地における水深傾度に対応して変化することを指摘している。本試験海域の浅所では単年生アカモクの優占群落が維持されており，上述の群落遷移は本海域の水深5〜6 mの場所でみられるパターンである。

この様に，オオバノコギリモクやヤツマタモク等現地では優占していない種類でも人工的に着生量を増やすことによって，それらの優占群落形成が可能となり，これら成熟母藻を添加することによって，ある程度任意の多年生種ホンダワラ類の単一または混生群落を形成するための技術的な根拠が得られたといえる。しかし，藻場の規模が大きい場合や，流れ，波浪等の環境条件が厳しい場合には，幼胚集積法に比べて成熟母藻投入法の方が簡便で，優れているといえよう。藻場造成を実施しようとする場所の環境条件によって適用種をどう選定すべきか，さらには藻礁の大きさ，形状，設置数及び設置時期等については今後検討すべき課題が残されている。

本試験結果から，同一種でも年によって生長が極端に異なったり，同じ年でも試験区によって生長が大きく異なる現象がみられた。さらには数種の多年生種ホンダワラ類の混生群落で，個体数に差がないにも関わらず，繁茂期の現存量に種類間で大きな差が生ずる現象がみられた。その原因については，秋に残存根茎部から再生長した新生主枝の生長が速やかな種あるいは個体が光を独占して，生長の遅れた種または個体の生長を大きく妨げる等の現象が起きているのかも知れない。これらの生長を支配する要因として水温や光条件が考えられるが，現況では生育環境データーが不十分で十分説明できない。本種の生長に光が及ぼす影響について明らかにした知見はないが，難波・奥田（1993）や吉田ら（1995）はアカモクでは照度や日長条件との関連で，中久・小島（1979）はオオバモクでは水温と生息域の照度に影響されることを報告している。従って，同一種でも個体密度の変化，すなわち生残率と光条件の関連で生長を検討する必要がある。また，異種間の生残および生長と生育環境要因との関連については今後の課題と考えられる。

オオバノコギリモクの幼体から成体に至る生長様式については前述の通りであるが，ここでは本種の生長に及ぼす水温や光等の生育環境要因との関連について検討した。

本種の特性は，藻体の末枯れの始まる夏季の高水温期（6〜8月）を経ると，残存根茎部からの新生枝の萌出およびそれが生長する，いわゆる根茎部越年種で，長命である（片田，1963）。新生枝の萌出およびそれが生長するのは初秋

(9～10月)で，本海域での水温降下は概ね9月上旬には始まるので（Fig. 12），オオバノコギリモク残存個体の再成長期および後継群の初期生長期と一致する。向井（1987）は瀬戸内海のノコギリモクでは，秋季に最大の生長量を示し，現存量の最大は冬の終わりに示すと報告している。本種はノコギリモクと同じ属であり，この指摘とほぼ一致している。オオバノコギリモクだけでなく多くの多年生種ホンダワラ類群落の更新は，上述の残存根茎部により再生する場合に加えて，裸地部へ成熟藻体自身の後継群による形成，もしくは他所からの人植による新生個体の加入による場合とがある。本結果では，オオバノコギリモクは約3年目で成熟卵を有し，その後卵の落下・着定により生長した幼体が確認された。これらのことは，近くで生育している他種の成熟時期に比べてると，その時点で新主枝の形成が行われ，既にある程度生長しているため群落形成が優位となる（中原，1984）。今後もこの過程が繰り返されながら群落を継続維持するものと予想される。また，オオバノコギリモクの主枝や葉の伸長期には水温条件とともに受光量も当然重要な要因であり，秋季から冬季にかけての生長促進には，これらの積算量等の条件に依存すると考えられる。特に，生長を開始する直前，或いは生長を開始して間もない時期における光の積算量等の条件によってその伸長量も大きく異なる。すなわち1年目にアカモクが大繁茂したため，オオバノコギリモク生息域では光量が妨げられその成長が抑制されたものの，2年目以降ではその阻害要素は無く，オオバノコギリモク幼体が成体へと急速に生長したものと考えられる。

今回検討した2造成方法を検討すると，成熟母藻投入区および幼胚集積区ではオオバノコギリモクの成熟母藻を藻礁の傍へ添加したり，成熟母藻を添加した後藻礁の周囲をシートで囲んだりすることで，天然ではほとんど着生しなかったオオバノコギリモクを多量に着生させ，その生残を相対的に増やすことで優占群落を形成させることに成功した。すなわち遷移過程を制御して，極相となる目的種を用いて早期に，かつ確実に造成することが可能であることを示したので当初の目的は一応達成された。幼胚集積法は成熟母藻投入法に比べ群落形成初期では幼胚の着生密度で約10倍の差が，1年経過後でもその密度に2倍以上の差がみられたことから（Fig. 5），前者は優占群落の形成を図るにはより確実な方法と考えられる。また，両手法を用いることによってオオバノコギリモク優占の混生群落化によりバイオマスを補うだけでなく、その維持を長期的に亘り可能としたので，むしろ本種の生態的特性を捉えた効果的な造成手法といえ，今後ホンダワラ類藻場の周年化技術となり得ると考えられる。

要　　約

山口県大島郡東和町伊保田松ヶ鼻地先の既存ホンダワラ藻場海域で，多年生種のオオバノコギリモク *Sargassum giganteifolium* YAMADA を造成対象種として，その成熟母藻を設置藻礁の周辺部へ投入し幼胚の着生を図った成熟母藻投入法と、成熟母藻から落下する幼胚の着生を設置藻礁へ効果的に図った幼胚集積法により群落造成を試みた。1985年8月から1989年2月までの約4年間に亘って造成群落の形成過程の観察および造成対象種の生長や成熟等の生態調査を行い，それらの結果から造成技術として2手法の差異を明らかにすると共に，藻場を周年化するための造成技術としての有効性や，可能性についても検討した。

1. 両手法により約3年後の1988年5月中旬にはオオバノコギリモク優占群落を形成したが，その時点でのオオバノコギリモクの現存量は成熟母藻投入区では，生育密度が50個体／m^2，湿重量が12.57 kg／m^2 区，幼胚集積法では各々60個体／m^2，24.17 kg／m^2 となった。また，オオバノコギリモクが全ホンダワラ類に占める割合は前者が約56%と92%，後者が約50%と83%であった。

2. オオバノコギリモク優占の群落形成には，成熟母藻投入区，幼胚集積区ともに約3年を要した。

3. オオバノコギリモクの個体平均主枝長と個体平均湿重量は，その生長と対応して増減が

みられた。その値が最大となったのは，成熟母藻投入区では1987年12月で，平均個体主枝長が149.7 cm，平均個体湿重量が391.3 g，幼胚集積区では1988年5月で，各々107.0 cm，402.3 gとなった。また，成長速度は両試験区で若干異なったが，総じて1, 2年目では緩慢であり，3, 4年目では速く，特に3年目の秋季から冬季にかけてかなり速くなった。

4. オオバノコギリモク藻体は約2年を経過すると成熟し，それによって翌年の秋季には新たな個体群を形成した。

5. 群落遷移の進行パターンは，成熟母藻投入区ではアカモク優占群落→オオバノコギリモク・ヨレモク・トゲモクによる混生群落→オオバノコギリモク優占群落→ノコギリモク優占群落の順に，幼胚集積区ではアカモク優占群落→オオバノコギリモク・ヨレモクによる混生群落→オオバノコギリモク優占群落の順となった。

6. 藻場造成技術として成熟母藻投入法と幼胚集積法を比べた場合，前者では造成対象種であるオオバノコギリモクの着生量は劣るものの，その生長速度が速いという点が優れ，後者では造成対象種の幼胚を局地的に集積し，その優占群落形成を早期に図れた点が優れる等，両手法には一長一短がある。しかし，1年目の単年種アカモク群落の急激な衰退後，2年目以降には多年生種による混生群落化を経てオオバノコギリモク優占群落が早期に形成されたことが確認できた。

謝　辞

本研究を行うに当たり様々のご指導と本原稿の校閲を賜った南西海区水産研究所資源増殖部前藻類増殖研究室長（現赤潮環境部漁場保全研究室長）有馬郷司氏，また，本稿のとりまとめに際し，貴重なご助言を頂いた同資源増殖部長森岡泰啓博士と藻類増殖研究室長寺脇利信博士に対して深謝する。さらに、研究上の便宜を頂いた山口県大島郡東和町漁協組合長理事小方俊徳氏はじめ組合理事諸氏に感謝の意を表する。

なお，本研究は，昭和61～63年度の農林水産技術会議大型別枠研究”近海漁業の家魚化システムの開発に関する総合研究（マリーンランチング計画）”および平成元～3年度の同会議大型別枠研究”農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究（バイオコスモス計画）”の一環として行われた。ここに記して関係各位に感謝の意を表する。

文　献

片田　実，1963：海藻の生活形と遷移（綜述）．日水誌，**29**, 798–807.

今野敏徳，1985：ガラモ・カジメ場の植生構造．海洋科学，**17**(1), 57–65.

瀬戸口勇，1978：磯焼け漁場におけるガラモ場の造成について．第29回水産土木研究会講演要旨，水産土木，**15**(1), 59–61.

田染博章,1987：昭和61年度藻場造成試験経過．昭和62年度南西海区ブロック会議藻類研究会誌，南西海区水研，**7**, 49–54.

中原紘之，1984：褐藻類の生活史－XIII，個体群レベルでの生活史．海洋と生物，**30**, 63–69.

中久喜昭・小島　博，1979：オオバモク・オオバノコギリモクの群落生態．昭和56年度近海漁業の家魚化システムの開発に関する総合研究，有用海藻群落プログレスレポート，南西海区水研，71–85.

中久喜昭・小島　博，1983：オオバモクの藻場造成試験．昭和58年度南西海区ブロック会議藻類研究会誌，南西海区水研，**3**, 10–15.

難波伸由・奥田武男，1993：褐藻ジョロモクとアカモク幼胚の低照度下の生長．日水誌，**59**(8), 1289–1295.

Mukai,H., 1987: The phytal animals on the thalli of *Sargassum seratifolium* in the Sargassum region, with reference to their seasonal fluctuations. *Mar. Bio.*, **8**. 170–182.

吉川浩二，1985a：周年藻場形成の管理技術．昭和63年度近海漁業資源の家業化システムに関する総合研究（ホンダワラ），南西海区水研，1–16.

吉川浩二，1985b：ホンダワラ藻場に関する研究－I，ヤツマタモク親藻移植による藻場造成．南西水研研報，**(18)**, 15–23.

吉川浩二，1986：ホンダワラ藻場に関する研究－II，人工採苗した幼体の移植と成熟親藻投入によるホンダワラ類の生長．南西水研研報，**(20)**, 137–146.

吉川浩二，1987：ホンダワラ藻場に関する研究－III，幼胚集積法によるヤツマタモク群落の形成．南西水研研報，**(21)**, 25–35.

吉田吾郎・有馬郷司・内田卓志，1995：褐藻アカモクの初期生長に及ぼす日長，照度，水温の影響．南西水研研報，(**28**), 21–32.

Yoshida, T., 1983: Japanese species *Sargassum* subgenus Bactrophycus (Phaeophyta, Fucales). *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ.* Ser. V (Botany), **13**(2): 99–246.

Yamauchi, K., 1984: The formation of *Sargassum* Beds on artificial substrata by transplanting seedlings of *S. horneri* (TURNER) C. AGARDH and *S. muticum* (YENDO) FENSHOLT. *Bull. Jap. Soc. Fish.*, **50**(7), 1115–1123.

1997年 1 月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 第58号 (Contribution No. From the Nansei National Fisheries Research Institute)
吉川浩二：南西海区水産研究所資源増殖部　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石–17–5 (K. Yoshikawa: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi Ohono, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 163–171 (1997)

燧灘における砂泥撹乱と植生

寺脇　利信・重田　利拓・新井　章吾

Vegetation on Sandy Substrata in Relation to Sediment Disturbance in Hiuchi-Nada

Toshinobu Terawaki, Toshihiro Shigeta and Shogo Arai

SCUBA observations were conducted in order to clarify the relationship between the vegetation and the degree of sediment disturbance to the sand substrata. Off Enoura on the northern coast of Hiuchi-Nada was selected as survey station of gentle sediment disturbance by current flow patterns and boat wakes, and as representative of flourishing vegetation sites. Off Minoura on the southern coast of Hiuchi-Nada was selected as survey station of strong sediment disturbance by wave power caused by seasonal wind during winter, and as poor vegetation sites.

Quadrats were taken from a depth of 1 m to 4 m based on the datum level (D.L.) for analysis of the size of ripple mark, coverage of seagrass and algae, the burrow opening density of thalassinidean shrimps at both stations on 20th and 21th December, 1995. Particle size distribution and ignition loss of sediment were also surveyed by a hand-held cylindrical core sampler to clarify the effects of physical factors such as wave, current and sand action on the vegetation.

At Enoura, the environmental features of the sand substrata were classsified into three types as follows.

① Mediolittoral (Eulittral) zone condition under large sediment disturbance: low ignition loss, low mud content level, high sorting of sediment, high median diameter level and clear ripple marks in the shallow and near the strait area.

② Upper infralittoral (Upper sublittral) zone condition under gentle sediment disturbance: abundant seagrass and algae, no ripple marks, high ignition loss, high mud content level, medial median diameter level and low sorting of sediment.

③ Infralittoral (Sublittral) zone condition under low sediment disturbance: high mud content level, high sorting of sediment and low median diameter level, in the deep and near the pit area.

At Minoura, the environmental features of the sand substrata were comparatively uniform and burrow opening density of thalassinidean shrimps was several times higher than at Enoura. The environmental features at Minoura were similar to both the mediolittoral zone and the upper infralittoral zone conditions at Enoura, although the survey station of Minoura is within the infralittoral zone in depth.

Key words: Burrow opening, Sediment disturbance, Sand substrata, Vegetation, Thalassinidean shrimps

近年，浅海の岩礁域と砂礫域について「水産的に有用な藻食性の磯根資源が環境の安定性の比較的低い場所に分布する」との仮説にそった住み場環境が論じられ（新井 1988），工学的な視点からも磯根漁場造成における波による物理的撹乱の重要性が指摘されている（川俣 1994）。一方，浅海の砂泥域では，波と流れによる砂泥撹乱により海草・アマモの生育が制限される（丸山他 1988)ことも知られている。

瀬戸内海については，紀伊水道，豊後水道，

関門海峡によって外海と隔てられ静穏と考えられているためか，波と砂漣に関する整理された情報は，筆者らが調べた範囲では見あたらない。一方，瀬戸内海の底質の粒径は，表層の潮流速の大きい海峡部で粗く，潮流速の小さい灘部で細かい（中田・平野 1984）。

燧灘は，瀬戸内海のほぼ中央部に位置しており，海水交流の面では最も閉鎖的な灘である。しかも，燧灘の南岸の東部海域では，比較的平坦で単調な地形の砂泥域が多いため，潮流が遅く（香川県 1987），大潮時の表層の平均潮流速 0.3 ノット以下である（中田・平野 1984）。しかし，燧灘の南岸の東部に近い香川県多度津町では，最大風速 10 m/s 以上の日数が，全年で 78 日間もあり，1 月に 17 日間と最も多い（環境庁 1988）。このように，特に冬期の北から西寄りの季節風がもたらす波により，燧灘の南岸の東部では頻繁に砂泥撹乱が生じていると推察される。

一方，燧灘の北岸では，島が多く地形が複雑で，大潮時の表層の平均潮流速 2 ノット以上の海域もあり，これらが底質粒子の移動に大きく関与する（中田・平野 1984）。しかし，燧灘北岸に近い広島市では，最大風速 10 m/s 以上の日数が全年で 32 日間と多度津町の半分以下で，しかも 3 月の 5 日間に中国山地越しに陸域から海

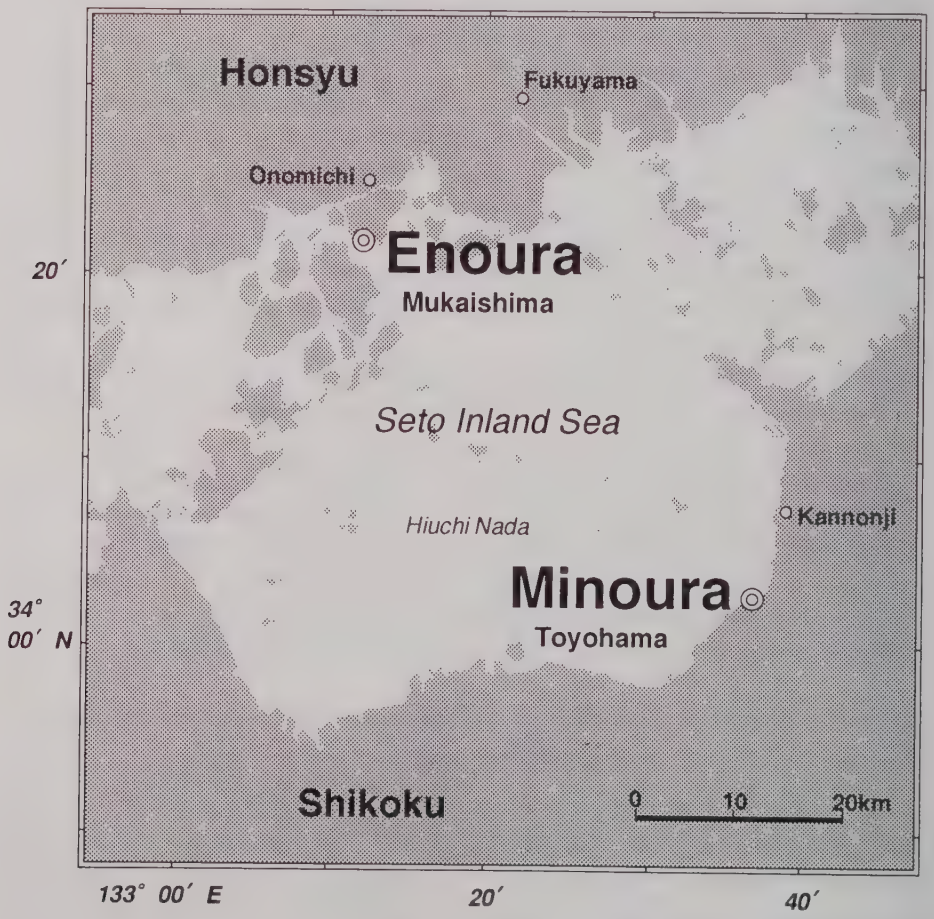


Fig. 1. Location of the two survey stations on the northern and southern coasts in the Hiuchi-nada, central Seto Inland Sea.

域に向いて吹く北の風が最も多い（環境庁 1988）。このように，燧灘北岸では，重要港湾である尾道糸崎港を利用する船舶の後流によって起こり表層を伝わる小さい波以外には，波による砂泥撹乱は小さい。

なお，砂漣は，波向と同じ方向で，水深，波高，周期との密接な関係のもとに，底質の特性に影響されて形状特性と消滅限界が変化することが実験的に確かめられている（榊山 1986）。そのため，砂漣の計測は，現地での波浪観測結果との整合性のさらなる高度化が必要ではあるけれども，潜水調査の際に現地海底に到達する波のエネルギーの大きさを，定性的に理解する程度には有効である。

以上のことから，本研究では，瀬戸内海中央部の燧灘を介して対面し，砂泥撹乱を生じさせる主要な力が，潮流と船舶の後流による小さな波である北岸と，吹走距離が長く大きな波である南岸に調査地点を選定し，砂泥基盤の表面形状（砂漣とアナジャコ類の巣穴の開口部），底質，アマモなどの海草・藻類の植生の特徴を明らかにしようとする。

材料と方法

調査は，北岸ではアマモ群落が季節的消長において概ね最小となり（高場ら 1984；福田 1987），南岸では北から西寄りの季節風がもたらす波で砂漣が明瞭化する時期を考慮して，Fig. 1 に示す 2 定点において，1995年 12 月 20 日から 21 日にかけて行った。

まず，アマモなど海草・藻類の生育する定点として，北岸の広島県向島町江の浦地先を選定した。この定点は，海底の勾配が 1/10 と急で，流速が速い（中田・平野 1984）。対照として，燧灘東部の南岸の香川県豊浜町箕の浦地先を選定した。この定点は，海域が開放的で，勾配が 1/100 とゆるい。

江の浦地先では，アマモの分布調査を行った。汀線に平行方向にアマモ群落の中心部を横断する長さ 360 m の主調査測線を設けた。主調査測線を基点にし，7 カ所から岸沖方向に，スキューバ潜水し，ベルトトランセクト法により，調査測線上のアマモの被度を測定することによってアマモ群落の分布形状を把握した。次

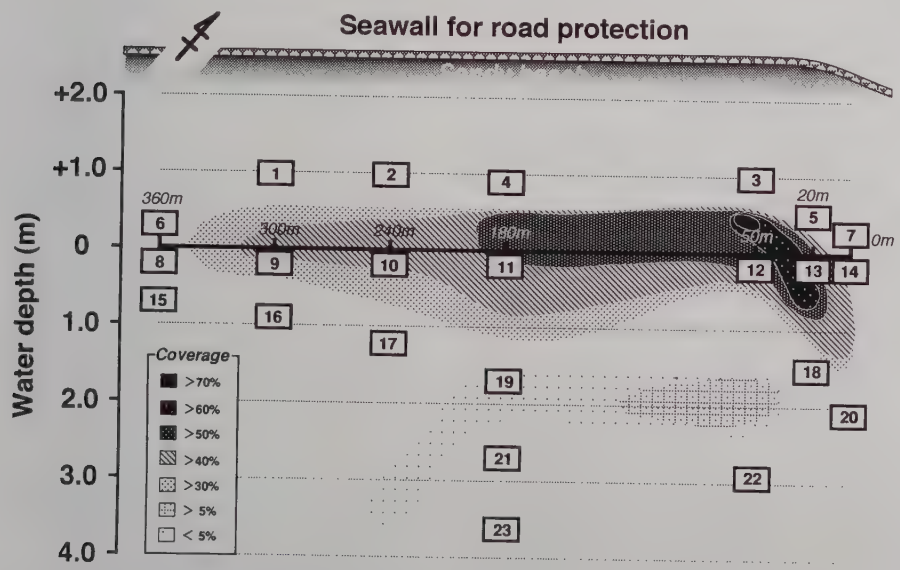


Fig. 2. A bird's eye view of the survey station and arrangement of the survey points at Enoura, Mukaishima.

Table 1. Whole data of water depth, ripple mark, burrow opening density, vegetation and sediment characteristics observed on the sand substrata at Enoura, Mukaishima

No.	Water depth (m)	Ripple height (cm)	Ripple length (cm)	Burrow opening density of thalassinidean shrimp (per m^2)	*Zostera* Coverage (%)	*Bryopsis* Coverage (%)	*Codium* Coverage (%)	*Diatoms* Coverage (%)	Median diameter (Φ)	Sorting (σΦ)	Ignition loss (%)	Mud content (%)
1	+1.0	5.0	62	–	0	0	0	0	–1.7	0.7	0.3	0.3
2	+1.0	4.6	60	–	0	0	0	0	–1.4	0.8	0.3	0.1
3	+1.0	3.3	40	–	0	0	0	0	1.6	0.8	0.7	1.0
4	+0.9	9.0	57	144	0	0	0	0	–1.3	0.8	0.3	0.2
5	+0.5	3.6	35	–	0	0	0	0	–2.0	1.2	0.6	1.0
6	+0.3	12.8	58	–	0	0	0	0	–2.1	0.4	0.2	1.0
7	+0.3	2.9	24	–	0	0	0	0	–2.0	0.9	0.3	0.1
8	0.2	0	0	–	0	0	70	20	–0.5	1.8	0.8	5.0
9	0.2	0	0	–	30	2.5	80	20	0.5	1.7	1.2	10
10	0.2	0	0	–	30	5	70	20	–0.2	1.9	1.0	5.0
11	0.2	0	0	720	50	5	50	40	1.2	1.9	1.3	8.0
12	0.2	0	0	–	40	5	40	40	2.0	1.6	1.8	15
13	0.2	0	0	–	60	5	10	60	1.7	2.2	1.3	9.0
14	0.2	0	0	–	0	2.5	90	5	0.6	2.3	1.0	4.0
15	0.7	0	0	–	0	0	80	20	0.3	2.2	1.3	10
16	0.9	0	0	–	0	0	70	20	0.3	2.1	1.1	8.0
17	1.2	0	0	–	0	2.5	60	30	0.1	2.2	1.2	8.0
18	1.5	0	0	–	0	5	50	30	1.6	2.0	1.8	12
19	1.7	0	0	672	5	5	25	60	1.6	2.1	1.5	12
20	2.1	0	0	–	0	0	0	80	1.0	2.2	1.3	15
21	2.7	0	0	96	2.5	10	40	30	2.6	1.2	3.9	32
22	2.9	0	0	–	0	0	0	90	3.0	1.2	3.7	37
23	3.6	0	0	0	0	0	5	60	3.5	1.2	4.8	52

Table 2. Whole data of water depth, ripple mark, burrow opening density, vegetation and sediment characteristics observed on the sand substrata at Minoura, Toyohama

No.	Water depth (m)	Ripple height (cm)	Ripple length (cm)	Burrow opening density of thalassinidean shrimp (per m²)	*Zostera* coverage (%)	*Bryopsis* coverage (%)	*Codium* coverage (%)	*Diatoms* coverage (%)	Median diameter (Φ)	Sorting (σΦ)	Ignition loss (%)	Mud content (%)
1	1.0	1.8	12	208	0	0	0	0	1.8	0.6	1.1	1.0
2	1.1	1.6	10	768	0	0	0	0	1.9	0.5	1.2	0.5
3	1.3	1.6	10	816	0	0	0	0	1.9	0.5	1.2	0.6
4	1.4	1.6	9	1648	0	0	0	0	2.0	0.4	1.3	0.5
5	1.5	1.2	11	1808	0	0	0	0	1.9	0.5	1.3	1.0
6	2.0	1.1	8	704	0	0	0	0	1.9	0.4	1.3	0.8
7	2.3	4.5	26	1136	0	0	0	0	2.1	0.5	1.4	0.8
8	2.5	1.6	16	400	0	0	0	0	0.6	1.1	1.0	0.4
9	2.6	1.8	16	928	0	0	0	0	1.5	0.8	1.2	0.7

に，アマモ群落内とアマモ群落の縁辺，主に水深（D.L. 基準）で 0.5 m の浅所および深所の砂泥域に，合計 23 点の調査測点を設けた（Fig. 2）。一方，箕の浦地先では，岸沖方向での環境条件を把握するため，汀線と直角方向の沖出し長さ 120 m の調査測線上に 9 点の調査測点を設けた。

調査測点において，一辺 50 cm の方形枠を用い，最大の砂漣の長さ（峯から峯までの長さ），砂漣の高さ（峯と谷の高低差），海草・藻類の被度を測定した。海藻類の種名と学名の表記は吉田他（1995）に従った。

方形枠内の巣穴の開口部は，散在する死骸および底質を掘り起こして生息を確認した範囲ではアナジャコ類（thalassinidean shrimps）のものであった。そこで，その数を，江の浦地先の 180 m ラインの 5 測点と箕の浦地先の全測点で計数した。

底質分析に供するため，潜水により，内径 50 mm の円筒形の採泥器を用いて，調査測点における代表的な底質の場所で，底表から深さ 5 cm までの採泥を 2 回行い，シルト分も逃さぬように水中ですばやくビニール袋内に収納し 1 試料とした。底質試料については，粒径と強熱減量（IL）を測定した。泥分率（MC）は粒径 63 μm 以下の粒子の重量百分率として求め，強熱減量は 550 度で 6 時間燃焼した後に測定した。なお，調査測点の番号については，水深が浅い順に小さい番号を付した。

結　　果

向島江の浦地先　結果を Table. 1 に示した。

砂漣は，水深 +1.0～0.3 m の測点では最大で長さ 62 cm，高さ 13 cm の明瞭な平行型の形状で見られたが，それ以深の測点では見られなかった。海草・藻類の最大被度は，海草のアマモ *Zostera marina* 60%，緑藻のミル *Codium fragile* 90%，寄り藻状態で見られるハネモ属 *Bryopsis* sp. 10%，また，砂泥の表面に生育する珪藻綱 90% まで，いずれも水深 0.2 m 以深に見られた。なお，珪藻綱は調査範囲の深所まで連続的に生育し被度が高くなったが，他の 3 種類は水深が深くなるに従い疎生となった。特に，アマモは水深 1 m から 2 m の間で，生育が見られず分布がとぎれていた。アナジャコ類の巣穴の開口部密度は，0～700 個/m² であった。

泥分率（MC）は，水深 +1.0 m では 1% 以下であったが水深が深くなるにつれて高くなり，3.6 m では 52% に達した。中央粒径値（MD）は，水深 0.3 m の −2.1Φ（礫）が最小（粒径の絶対値としては最大）で水深 3.6 m の 3.5Φ（細砂）まで急激に大きく（粒径の絶対値としては小さく）なった。なお，粒径の分散度（Sorting）は，アマモなどの海藻類の生育する水深 0 m〜2 m では最大 2.3σΦ までであり，それより以浅でも以深でも低くなった。強熱減量（IL）は，水深 +0.3 m の 0.2% から 3.6 m の 4.8% まで急激に高くなった。

豊浜箕の浦地先　結果を Table. 2 に示した。

砂漣は，水深 1.0〜2.6 m の全ての測点で見られ，向きが西寄りで，水深 2 m で明瞭な並行型で最大の長さ 26 cm，高さ 5 cm まで見られ，浅所側でも深所側でも，やや亀甲型に不明瞭化した。また，アナジャコ類の巣穴の開口部密度は，200〜1800 個/m² であった。

底質は，全ての測点で，泥分率 1% 以下であり，中央粒径値 0.6〜2.1Φ（粗砂〜細砂），分散度 0.4〜1.1σΦ，強熱減量 1.0〜1.4% であり，各測点とも類似していた。

考　　察

向島江の浦地先について 1 m毎の水深帯で特徴を整理し，豊浜箕の浦地先と比較する（Fig. 3）。なお，神奈川県三浦半島西岸における年 4 回の底質調査の結果から，アマモ場とその周辺の砂泥域においては，粒径分布や強熱減量には大きな季節的変化が起こらない（川崎他 1988）とされている。

江の浦地先水深 0 m 以浅　底質は，泥分率 1% 以下と低く，中央粒径値 −2.1〜1.6Φ（礫〜中砂）と高く，しかも粒径の大きな粒子に分布が集中し，強熱減量 1% 以下と低い。これらは，基本的には，大潮時の表層の平均潮流速 1〜2 ノットに達する布刈瀬戸に面していることによる特徴（中田・平野 1984）である。さらに，明瞭な平行型の砂漣が見られたことから，重要港湾に指定されている尾道糸崎港を利用する船舶の後流によってつくられ，表層を伝わる波による撹乱が相乗していると考えられた。アナジャコ類の巣穴の開口部密度についても，100 個/m² と少なかった。

江の浦地先水深 1 m 以浅　アマモの垂直分布の中心の水深帯で，砂漣が見られず，泥分率 10%

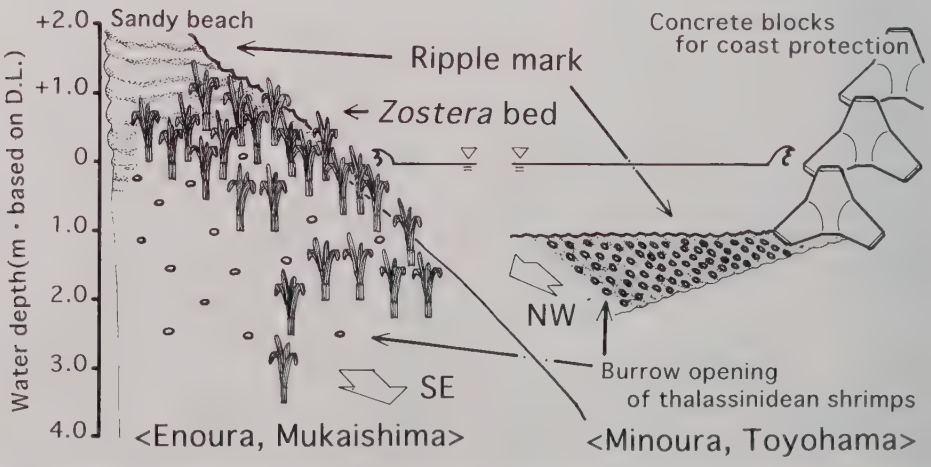


Fig. 3. Schematic illustration of the comparative features of topography, sediments, *Zostera* beds and burrow opening of thalassinidean shrimps on the sand substrata observed at both stations, Enoura and Minoura.

程度，中央粒径値 –0.5～2.0Φ（粗砂～中砂），分散度 1.6～2.3σΦ と粒径の大きな粒子から小さい粒子まで広く分布し，強熱減量 1～2% と高くなって有機物が残存しやすくなるなど，わずか 1 m の水深差で劇的に静穏な条件に変化する。アマモは砂泥中に根を伸長させて生育する多年生の海草である。これに対して，岩礁や礫に生育する海藻のミルが観察されることから，この水深の砂泥の粒子は，少なくとも数カ月の間，転動・反転しない程度には静穏である。更に極めて短命な珪藻綱にも着生面が得られる程度には，砂泥撹乱による微妙な基面の刷新が繰り返されている（新井 1988）ことも示唆される。ここでは，アナジャコ類の巣穴の開口部密度 700 個/m² 以上で，この定点の中では最も高密度であった。

江の浦地先水深 2 m 以浅　砂漣が見られず，泥分率，中央粒径値，分散度および強熱減量とも，アマモの垂直分布の中心の水深 1 m 以浅とほとんど同様の値である。それにも拘わらず，アマモが最大で被度 5% でしか見られない原因については，今回は明らかにできなかった。ただし，この水深帯では，アマモの疎生域はより深所側にあることから，光量によるアマモ限界域には当たらない。一方，アナジャコ類の巣穴の開口部密度は，700 個/m² 近くで，1 m 以浅とほとんど同じ値である。

江の浦地先水深 3 m 以浅　砂漣が見られず，泥分率 20～40% と高くなり，中央粒径値 1.0～3.0Φ（中砂～細砂）と小さくなり，分散度 1～2σΦ と粒径の大きな粒子から小さい粒子まで広く分布し，強熱減量 1～4% であった。アマモにとっては，光量の低下による生育制限の作用に加え，泥分率の高過ぎる軟弱な基盤では根を伸長させても草体の支持力が得られにくいという要因が作用していよう。ミルなどの海藻類は，粒径の大きな粒子に着生し，アマモ草体による光量の減衰の影響を免れているものと考えられる。アナジャコ類の巣穴の開口部密度は低下した。

江の浦地先水深 4 m 以浅　砂漣が見られず，泥分率 50% 以上，中央粒径値 3.5Φ（細砂），分散度 1.2σΦ と粒径の小さな粒子に分布が集中し，強熱減量 5% と，砂泥撹乱がほとんど無く，ますます低光量で軟弱な基盤の条件に変化している。アナジャコ類の巣穴の開口部は見られなくなっている。

豊浜箕の浦地先　水深 1～3 m で同様の砂泥基盤であり，最大の長さ 26 cm，高さ 5 cm の平行型の砂漣は，この時期の，燧灘をわたる西寄りの季節風で生じた波によるものである。底質は，泥分率 1% 以下と低く，中央粒径値 0.6～2.1Φ（粗砂～細砂），分散度が最大で 1.1σΦ と粒径が類似した範囲に集中し，強熱減量 1% 程度と低い。さらに，粒径分布の分散度が低く，泥分率と強熱減量の値が低いことから，類似する波高・周期の波が繰り返し押し寄せたことが分かる。

このことから，水深 2～3 m において明瞭な砂漣が形成される砂泥撹乱が継続する海域では，アマモなどの海草・藻類の生育が制限を受けると考えられる。一方，アナジャコ類の巣穴の開口部密度が，2000 個/m² に迫り，調査範囲内では最高の密度で，海草・藻類とは対照的であるので，その形成・維持機構に興味が持たれる。

向島江の浦地先と豊浜箕の浦地先の比較

江の浦地先においては，地先の砂泥域の環境を，海洋環境の生態区分（西村 1974）に従い，3 つに類型化できる。すなわち，**①砂泥撹乱が大きい潮間帯的な環境**：浅くなるか布刈瀬戸側で，砂漣が見られ，粒径が大きいものに集中し，泥分率と強熱減量の値が低い環境　**②砂泥撹乱が中間的で潮下帯上部的な環境**：アマモを含め海草・藻類の豊かな植生が認められ，粒径が中間的で幅広く分布し，比較的，泥分率と強熱減量の値が高く，砂漣がみられない環境　**③砂泥撹乱が小さい潮下帯的な環境**：深くなるか地形的な凹部で，粒径の小さいものに集中し，泥分率と強熱減量の値が高い環境である。

これに対し，箕の浦地先では，アナジャコ類の巣穴の開口部密度が，江の浦地先よりも数倍の高密度である点が特徴であった。しかも，この地先は，潮下帯にあたるにも拘わらず，砂漣が見られ，粒径が狭い範囲に集中し，泥分率が低いことから，波による砂泥撹乱が大きく，江の浦地先の①の潮間帯的な環境との共通点がみ

られる。さらに，粒径が中央粒径値 1～2Φ と比較的小さく，アナジャコ類の巣穴の開口部が見られる点からは，江の浦地先の②の潮下帯上部的な環境との共通点も含まれる。

今後の課題

一般的には分布範囲が比較的広いアマモ（Den Hartog 1970; 向井 1987）も，詳細に検討してみると，局地的には狭い範囲にしか見られない。そこで，今後は，底生生物について，局地的な分布の制限要因を明らかにするため，砂泥撹乱を生じさせる物理的要因と生物的要因を分離して把握し，総合的に解析する視点が重要である。

物理的要因に関連しては，海岸変形の過程における動的平衡相とみられる底生生物の分布（土木学会 1996）と，波，流れ，底質移動の条件との関係の定量的な把握が課題である。特に，海岸構造物の耐波浪性を検討する場合よりも静穏な条件下での，微小な粒子の定量評価に資する研究（伊福・住井 1993）との連携が必須である。

生物的要因に関しては，アナジャコ類の，より低位の分類群を明確にしなければならない。なぜならば，本研究で扱ったアナジャコ類の中で，スナモグリ科の種は，アナジャコ科の種よりも，生物撹乱によって底質を変化させやすい（玉置 1995）からである。

謝　辞

広島県水産試験場の高場　稔氏，香川県水産試験場の山賀賢一氏と藤原宗弘氏には，本研究の遂行に必要な情報を提供いただいた。広島県向島漁業協同組合と香川県豊浜漁業協同組合には調査現地の確保にご協力いただいた。水産工学研究所の高木儀昌博士と五洋建設株式会社の中瀬浩太氏には工学的な視点から有益なご助言をいただき，京都大学大学院理学研究科の伊谷行氏にはアナジャコ類の生態に関する教示をいただいた。現地調査では当所の後藤幹夫氏に、底質分析では枡上命子氏に協力いただいた。記して謝意を表する。

要　約

アマモなど海草・藻類が分布し，砂泥撹乱を生じさせる主要な力が潮流と船舶の後流による小さな波である瀬戸内海燧灘の北岸の広島県向島町江の浦地先と，対照に，吹走距離の長い大きな波である燧灘の南岸の香川県豊浜町箕の浦地先を選定した。

両定点の測点において，一辺 50 cm の方形枠を用い，砂漣の長さと高さ，海草・藻類の被度，アナジャコ類の巣穴の開口部密度を計測し，採泥し，粒径と強熱減量を測定した。北岸でアマモ群落の分布範囲が季節的に最小となり，南岸で季節風による波で砂漣が明瞭化する冬期（1995年 12 月 20 日～21 日）に調査した。

江の浦地先の砂泥域の環境を以下の 3 つに類型化した。

①砂泥撹乱が大きい潮間帯的な環境：浅くなるか布刈瀬戸側で，砂漣が見られ，粒径が大きいものに集中し，泥分率と強熱減量の値が小さい環境

②砂泥撹乱が中間的で潮下帯上部的な環境：アマモを含め海草・藻類の豊かな植生が認められ，粒径が幅広く分布し，比較的，泥分率と強熱減量の値が高く，砂漣がみられない環境

③砂泥撹乱が小さい潮下帯的な環境：深くなるか地形的な凹部で，粒径の小さいものに集中し，泥分率の値が高い環境

箕の浦地先では，アナジャコ類の巣穴の開口部密度が，江の浦地先よりも数倍も高かった。しかも，水深が深く潮下帯であるにも拘わらず，砂漣が見られ，粒径が狭い範囲に集中し，泥分率が低かったことから，波による砂泥撹乱が大きく，江の浦地先の潮間帯的な環境との共通点がみられた。さらに，粒径が中央粒径値 1～2Φ と小さく，アナジャコ類の巣穴が見られる点からは，江の浦地先の潮下帯上部的な環境との共通点もみられた。

文　献

新井章吾，1988：磯根生物と住み場環境の安定性．海

洋科学，**20**, 355–362.
Den Hartog, C., 1970: The sea-grasses of the world. Verh. K. Ned. Akad. Wet. Afd. Natuurkd. Ser. 2, **59**: 1–275, North-Holland Publ. Com. Ams.
土木学会，1996：藻場造成技術. 原子力発電所の立地多様化技術 付属編–2 立地支援技術，72–97.
福田富男，1987：アマモ場造成に関する研究-V 天然におけるアマモの生育状況と環境条件. 岡山水試報，**2**, 21–26.
伊福　誠・住井勝彦，1993：波浪による底質の移動に及ぼす粒径の影響. 海岸工学論文集，**40**, 316–320.
香川県，1987：沿岸海域の環境. 燧灘東部海域環境開発調査報告書，16–61.
川俣　茂，1994：磯根漁場造成における物理的撹乱の重要性. 水産工学，**3**, 103–110.
川崎保夫・飯塚貞二・後藤　弘・寺脇利信・渡辺康憲・菊池弘太郎，1988：アマモ場造成法に関する研究. 電力中央研究所総合報告，U14, 1–231.
環境庁，1988：瀬戸内海の環境. 1–67.
丸山康樹・五十嵐由雄・石川雄介・川崎保夫，1988：電源立地点の藻場造成技術の開発 第 8 報-アマモ場造成適地の砂地盤安定性の推定手法-. 電力中央研究所報告，U87069, 1–24.
向井　宏，1987：アマモ（*Zostera marina* L）の生態と生理. 海草藻場（特にアマモ場）と水産生物について. 漁場環境調査検討事業昭和 56 年度藻場特別部会とりまとめ，日本水産資源保護協会，1–48.
中田英昭・平野敏行，1984：瀬戸内海の流況. 海況に関する資料解析，本州四国連絡架橋漁業影響調査報告，第35号，環境班，82–91.
西村三郎，1974：海洋における生物群集の構造・分布・維持. 海の生態学，沼田真監修，築地書館，187–306.
榊山　勉・清水隆夫・斉藤昭三・鹿島遼一・丸山康樹，1986：砂連の形状特性と消滅限界. 電力中央研究所報告，385050, 1–36.
高場　稔・米司　隆・溝上昭男，1984：松永湾，百島におけるアマモ場の季節的消長について. 昭和59年度南西海区ブロック会議藻類研究会誌，**4**, 10–18.
玉置昭夫，1995：スナモグリ類による棲み場所の性状改変とベントス群集への影響. 棲み場所の生態学，竹中康弘他編著，平凡社，129–171.
吉田忠生・吉永一男・中嶋　泰，1995：日本産海藻目録. 藻類，**43**, 115–171.

1997年 1 月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 59号 (Contribution No. A59 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
寺脇利信・重田利拓：南西海区水産研究所　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石 2–17–5 (T. Terawaki and T. Shigeta: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)
新井章吾：株海藻研究所　〒811–01　福岡県粕屋郡新宮町湊坂 3–9–4 (S. Arai: Marine Algae Resarch Co., Ltd., 3–9–4 Minatozaka, Shingu, Kasuya, Fukuoka 811–01, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 173–181 (1997)

大阪湾における海洋細菌の現存量と生産量

今井　一郎・山口　峰生

Abundance and Productivity of Bacteria in Osaka Bay, Eastern Seto Inland Sea, Japan

Ichiro Imai and Mineo Yamaguchi

Abundance and productivity of marine bacteria were investigated in Osaka Bay, eastern Seto Inland Sea, from September 1984 to June 1985. The mean cell volume of bacteria measured by image analysis ranged between 0.041 and 0.107 μm^3 (mean of total measurements = 0.073 μm^3, n = 6900). Bacteria determined with DAPI-staining and epifluorescence microscopy were $0.40 \times 10^6 \sim 5.08 \times 10^6$ cells $\cdot ml^{-1}$ in number and 2.30～37.78 $\mu gC \cdot l^{-1}$ in biomass. Integrated biomass in the water column varied from 0.04 to 0.93 $gC \cdot m^{-2}$ (mean of total measurements = 0.28 $gC \cdot m^{-2}$, n = 72). Total biomass in the whole of Osaka Bay was estimated to be 237～662 tonC (mean = 428 tonC). Bacterial productivity measured by FDC (Frequency of Dividing Cells) method ranged between 0.17 and 136.38 $\mu gC \cdot l^{-1} \cdot day^{-1}$. Mean bacterial productivity in water column varied from 0.06 to 0.95 $gC \cdot m^{-2} \cdot day^{-1}$ (mean of total measurements = 0.43 $gC \cdot m^{-2} \cdot day^{-1}$). Total bacterial productivity in the whole of Osaka Bay was calculated to be 95～1447 $tonC \cdot day^{-1}$, and annual production was estimated to be 2.4 × 105 tonC. Bacterial abundance and productivity tended to be higher in the warmer season. The mean ratio of bacterial productivity to primary productivity of phytoplankton was 16.3%, suggesting that bacteria utilize about one-third of primary production in the water column of Osaka Bay.

Key words: Osaka Bay, Bacteria, Biomass, Productivity

海洋の低次生物生産過程において，細菌は有機物を分解・無機化すると同時に，自身の増殖によって粒状態有機物の生産を行っている。溶存態有機物（原生生物の一部を除き，殆どの生物にとって利用不能）を始まりとし，まず最初に細菌を経由して，高次の生物へと転送されて行く有機物の流れは微生物ループ（Microbial loop）と呼ばれ（Azam *et al.* 1983），海洋の生物生産過程における重要性が，1980年代以降認識されるようになった（Sherr *et al.* 1986，今井 1989, 1990，谷口 1990，永田 1993，木暮 1994)。

海洋細菌は，微生物ループの起点を成す重要な生物群である。しかしながら，我が国の周辺海域において，海洋細菌の現存量や生産量を定量的に求めた研究は極めて少ない。そこで本報では，瀬戸内海東部に位置する大阪湾において，季節的に，海洋細菌の細胞密度，現存量，細菌増殖速度，ならびに生産量を求めた。そして，大阪湾における生物生産過程の中での細菌の役割について定量的に論じた。

材料および方法

海洋細菌の細胞密度と現存量

1984年 9 月 16～17 日，12 月 4～5 日，1985年 3 月 20～21 日，および 6 月 17～18 日の 4 回，水産庁南西海区水産研究所の調査船しらふじ丸を用いて，Fig. 1 に示す大阪湾の 18 定点を調査した。大阪湾は面積 1529 km^2，平均水深 27.5 m の著しく富栄養化した内湾水域である（村上

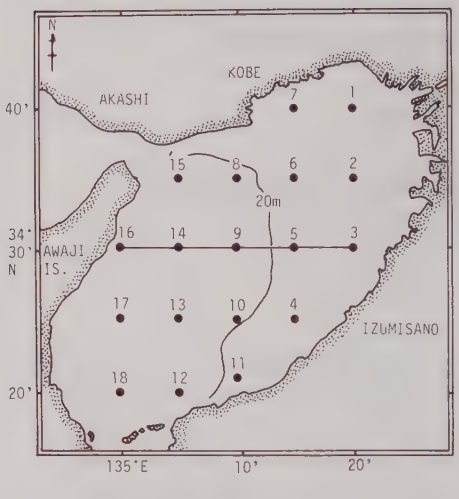


Fig. 1. Location of sampling stations in Osaka Bay, eastern Seto Inland Sea. East-west section is shown by a solid line.

1976，城 1985)。各定点においてバンドーン採水器により，0，5 m，および 10 m 以深は 10 m 間隔の各層，さらに海底上 1 m（B-1 m）から採水を行った。得られた試水はねじ口試験管に入れ，グルタールアルデヒドで固定し（最終濃度 0.5%），冷蔵庫に保存した。

試水中の総細菌数の計数は，直接検鏡法によった（Porter and Feig 1980，今井 1984)。すなわち，固定した適量の試水を，蛍光染料 DAPI (4'6-diamidino-2-phenylindole）によって染色し，Sudan black B で染めた孔径 0.2 μm の Nuclepore filter（Zimmermann *et al.* 1978）上に濾過捕集後，無蛍光イマーションオイルで封入して，落射蛍光顕微鏡を用いて紫外線励起光下で観察計数するという方法である。

各調査時の細菌細胞の平均体積は，Fig. 1 の東西線上の定点 3，5，9，14，16 の各層の試水を用いて，カラースライドフィルム上に DAPI 染色した細菌を写真撮影し，フィルム上の細菌細胞像を画像解析することによって求めた（今井 1984，Imai 1987)。各試水について 60 細胞の細菌の体積を測定し，その平均値を各々の試水における細菌の平均体積とした。各調査時の大阪湾全体における細菌の平均体積は，画像解析で測定した全細胞の平均値をもってあてた。東西線上の 5 定点では各試水の平均体積の値を現存量の算出に用いたが，他の定点においては，上述の全体の平均細胞体積の値を使用した。これらの平均細胞体積に，炭素量変換係数 0.087 gC・cm^{-3}（Ferguson and Rublee 1976）を乗じて細菌細胞の平均炭素含量を求め，これに各試水中の総細菌数を乗じて炭素量としての細菌現存量を計算した。

海洋細菌の生産量

海洋細菌の増殖速度は，FDC 法（Hagström *et al.* 1979, 今井・山口 1996）によって求めた。FDC 法（分裂細胞頻度法）は，細菌総数に対して細胞分裂が進行中の細菌数が占める割合（FDC；%）を測定することにより，試水中の細菌群の増殖速度を推定する方法である。この方法によって，細菌の増殖速度を推定し，現存量を乗じて生産量を求めた。FDC と細菌の増殖速度（μ）の関係式は，今井・山口（1996）で報告されたものを用いた。各温度における FDC と μ の関係式は以下に示す通りである。

10°C : μ = 0.0174FDC − 0.0421 (n = 10, r = 0.83)
15°C : μ = 0.0296FDC − 0.0615 (n = 10, r = 0.93)
20°C : μ = 0.0395FDC − 0.0249 (n = 10, r = 0.96)
25°C : μ = 0.0731FDC − 0.0507 (n = 10, r = 0.89)

任意の温度における FDC と μ の関係式は，その温度に近い 2 式の傾きと切片を比例計算して求めた。なお，水温が 10°C 以下の場合は 10°C の関係式を，25°C 以上の場合は 25°C の関係式を用いて μ を算出した。炭素量としての生産量は，現存量と μ を乗じて計算した（Es and Meyer-Reil 1982)。大阪湾における細菌生産量の測定には，Fig. 1 の東西線上の 5 定点の各層から得た試水を用い，FDC を調べて μ を算出し，現存量から生産量を求めた。

結果および考察

海洋細菌の細胞密度と現存量

1984年 9 月，12 月，1985年 3 月，6 月の，4 回にわたる各調査で得られた結果を取りまとめ

Table 1. Mean cell volume, number, and biomass of bacteria in Osaka Bay.

Date		Mean cell volume (μm^3)	Number ($\times 10^6$ cells · ml^{-1})	Biomass		
				$\mu gC \cdot l^{-1}$	$gC \cdot m^{-2}$	tonC (whole area)
Sep.'84	Min. – Max.	0.065 – 0.107	0.91 – 5.08	6.80 – 37.78	0.21 – 0.93	
	Mean	0.086 (n = 1740)	1.99	14.70	0.43	662
Dec.'84	Min. – Max.	0.045 – 0.081	0.43 – 1.54	2.30 – 8.46	0.04 – 0.33	
	Mean	0.062 (n = 1740)	0.90	4.84	0.16	237
Mar.'85	Min. – Max.	0.057 – 0.098	0.40 – 2.13	2.66 – 14.07	0.11 – 0.55	
	Mean	0.076 (n = 1680)	1.15	7.57	0.23	358
Jun.'85	Min. – Max.	0.051 – 0.098	0.78 – 4.31	3.99 – 28.50	0.15 – 0.67	
	Mean	0.069 (n = 1740)	1.71	10.42	0.30	454
	Average	0.073 (n = 6900)	1.44	9.38	0.28	428

て Table 1 に示した。細菌数は 0.40×10^6～5.08×10^6 cells · ml^{-1} の範囲の値を示し，概略的に表層付近で細胞密度の高い傾向が認められた。一般に沿岸水域では，1×10^6～5×10^6 cells · ml^{-1} の密度で細菌が生息するとされており（Es and Meyer-Reil 1982，今井 1989），大阪湾の細菌は概ねこの範囲の密度で分布していると見なすことができよう。また総細菌数の季節的な変化をみると，9月，6月，3月，12月の順で細胞密度が高かった（Table 1）。この傾向は，高水温期に細菌数が多いことを示している。このような季節的傾向は，温帯水域であるドイツの沿岸（Zimmermann 1977），米国東部沿岸のチェサピーク湾（Ducklow and Shiah 1993），そして我が国では広島湾（Iwamoto *et al.* 1994，今井・山口 1996）および高知県浦ノ内湾（Fukami *et al.* 1996）等において観察されている。

大阪湾の水柱における海洋細菌の平均細胞密度の水平分布を Fig. 2 に示した。全般的に，湾の東部に高密度で存在しており，湾の西部～南部にかけて細菌密度は低かった。湾奥部は，流入する淀川系水の影響によって富栄養化しており，一方，湾の西部～南部は外洋系水の影響で比較的貧栄養であり（城 1985），今回の調査結果はこのような傾向を反映しているものと考えられる。我が国の周辺海域において，広域的に海洋細菌の分布が調べられた例は殆ど無いが，瀬戸内海西端の周防灘における細菌の分布調査の結果（今井 1984）を見ると，灘東部～中央部にかけての貧栄養水域で低密度，沿岸の富栄養水域に高密度で分布していた。このように両水域共に，細菌密度の水平的分布傾向は富栄養化の程度を反映しているという点で類似していた。

各試水中の細菌の平均体積は，0.045～0.107 μm^3 の範囲の値であった（Table 1）。4 回の各調査時の細菌の平均体積は，0.062～0.086 μm^3（総平均 0.073 μm^3，総数 6900 細胞の体積を測定）で，季節的にはさほど大きな変動は示さなかった。本報で用いた画像解析と同じ手法で，周防灘，山口県大海湾，および広島湾における試水中の細菌の平均体積が測定されており，それぞれ，0.041～0.126 μm^3（平均 0.098 μm^3），0.083～0.091 μm^3（平均 0.088 μm^3），0.074～0.115 μm^3（平均 0.094 μm^3）の値が報じられている（今井 1984，Imai 1987，今井・山口 1996）。沿岸海域における細菌の平均体積の測定例を見ると，概ね 0.05～0.15 μm^3 の範囲にあるようである（今井 1989）。

大阪湾における水柱の単位容積当たりの細菌現存量は，2.30～37.78 $\mu gC \cdot l^{-1}$（総平均 9.38 $\mu gC \cdot l^{-1}$）であった（Table 1）。同じ手法と炭素量変換係数を用いて測定された細菌現存量の報告例を参照すると，周防灘において 3.8～25.5 $\mu gC \cdot l^{-1}$，山口県大海湾で 4.8～21.1 $\mu gC \cdot l^{-1}$，広島湾では 7.6～40.4 $\mu gC \cdot l^{-1}$ の値が報告されている（今井 1984，Imai 1987，今井・山口 1996）。大阪湾の細菌現存量も，これらの水域と同様な範囲にあるといえよう。

Fig. 3 に，単位面積当たりの細菌現存量（炭素

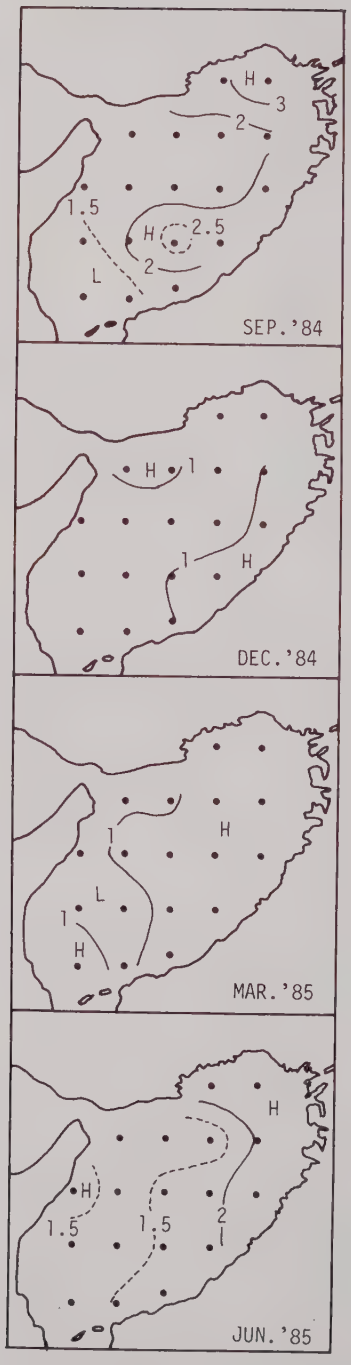


Fig. 2. Horizontal distribution of mean cell number (× 10^6 cells · ml^{-1}) of bacteria in the water column.

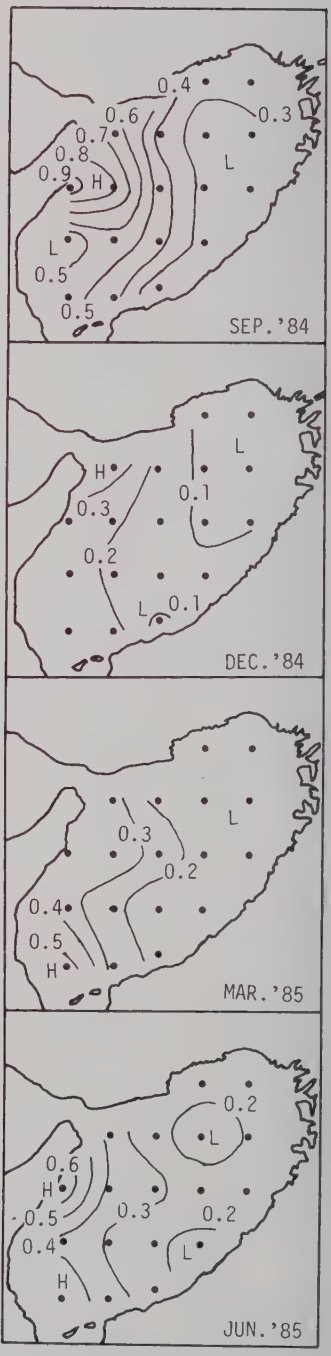


Fig. 3. Horizontal distribution of the bacterial biomass assessed as the amount of carbon (gC · m^{-2}).

量）を示した。現存量は，0.04～0.93 gC・m^{-2} の範囲の値であり，総平均は 0.28 gC・m^{-2} であった（Table 1）。湾東部の浅海域においては，細菌密度は相対的に高い（Fig. 2）が水深が小さいため単位面積当たりの現存量はさほど大きくなく，一方，水深の大きい湾の西部～南部水域では比較的低密度であったが，水柱当たりの現存量は大きくなった。同様の傾向は周防灘においても観察されている（今井 1984）。なお大阪湾全体の細菌現存量は，炭素量として 237～662 tonC の間で季節的に変動し，年の平均値は 428 tonC と見積もられた。

同時期に基礎生産者である植物プランクトンの現存量が測定され，湾全体の平均として 7.8 gC・m^{-2} という値が報じられている（Yamaguchi and Imai 1996）。細菌の現存量は平均 0.28 gC・m^{-2} であり，植物プランクトンの値と比較すると，約 3.5% となった。同様の比率を見ると，1982年 5 月と 7 月の周防灘で平均 20%（今井 1984，山口・安楽 1984），1984～1985年の広島湾において 5～31%（平均 15%）の値が報じられている（山口他 1995，今井・山口 1996）。植物プランクトンに対する細菌現存量の比は，貧栄養な水域になるほど高くなるといわれており（Simon *et al.* 1992），大阪湾は富栄養化が著しい水域であることを考えると，そのような傾向と良く合っているといえよう。

海洋細菌の生産量

Fig. 1 の東西線上ににおいて測定した細菌生産速度の鉛直分布図を Fig. 4 に，測定値の最大値と最小値および平均値を Table 2 に示した。細菌生産速度は 0.17～136.38 μ gC・l^{-1}・day^{-1} の間で変動した。全般的に表層付近で生産量は大きく，下層になるに従って小さくなる傾向が明ら

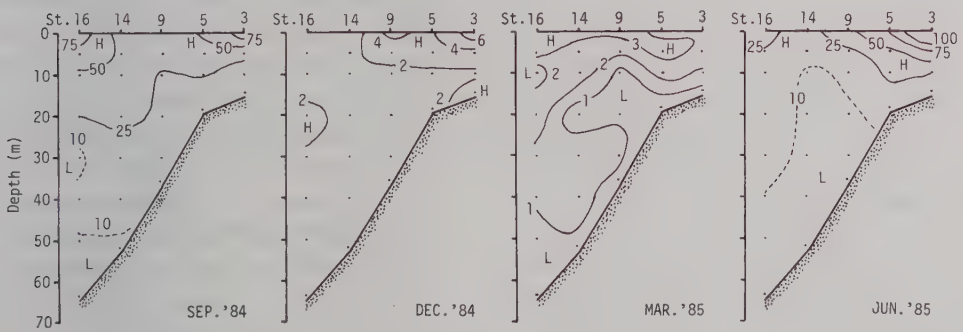


Fig. 4. Vertical profiles of bacterial productivity along the east-west section (see Fig. 1).

Table 2. Bacterial productivity in Osaka Bay.

Date		μ gC・l^{-1}・day^{-1}	gC・m^{-2}・day^{-1}	tonC・day^{-1} (whole area)
Sep.'84	Min. – Max.	6.89 – 82.40	0.48 – 1.50	
	Mean	24.90	0.95	1447
Dec.'84	Min. – Max.	0.75 – 6.73	0.04 – 0.09	
	Mean	1.64	0.06	95
Mar.'85	Min. – Max.	0.17 – 3.84	0.03 – 0.10	
	Mean	1.62	0.06	96
Jun.'85	Min. – Max.	4.09 – 136.38	0.44 – 0.87	
	Mean	17.30	0.66	1002
	Average	11.36	0.43	660

かである。また，湾の東部沿岸域と，西部の淡路島沿岸の定点（St. 16）で高い生産量が認められた。生産量の季節的な変化は，現存量の変化に比べて著しく大きいのが特徴的であり，1桁以上変動する。すなわち，高水温期に生産速度は高く，低水温期に低かった。このような季節変化を調べた研究は極めて少ないが，同様の傾向は，米国チェサピーク湾（Ducklow and Shiah 1993）や広島湾において（今井・山口 1996）観察されている。この理由としては，高水温期に細菌の生産量は高くなるが同時に細菌に対する捕食圧も高くなるので，見かけ上の現存量が生産量の大きさを反映しないためと考えられる。

大阪湾における年間の細菌生産速度は，0.17～136.38 μ gC・l^{-1}・day^{-1}（平均 11.36 μgC・l^{-1}・day^{-1}）と見積もられた（Table 2）。本報と同様に，FDC法を用いて調査研究された他の水域における細菌生産速度の報告を見ると，春季の米国ジョージア州沿岸水域で 19～178 μgC・l^{-1}・day^{-1}（Newell and Christian 1981），夏季のバルト海沿岸域で 10～30 μ gC・l^{-1}・day^{-1}（Larsson and Hagström 1982），9～10 月のデンマークのリムフィヨルドで 2.6～14.5 μgC・l^{-1}・day^{-1}（Rieman *et al.* 1984），1983年7月の周防灘で 3.6～19.2 μ gC・l^{-1}・day^{-1}（今井 1985），北部広島湾において季節的に測定された 5.5～63.3 μ gC・l^{-1}・day^{-1}（平均 24.7 μgC・l^{-1}・day^{-1}）（今井・山口 1996）等の値が報じられている。また Cole *et al.*（1988）の総説によると，場所と測定法は様々であるが，水界における細菌生産量の範囲は概ね 0.4～150 μgC・l^{-1}・day^{-1} であるとされている。

大阪湾全体の細菌生産速度を求めると，95～1447 tonC・day^{-1} で季節的に1桁以上変動し，現存量に比べると季節変化の幅は極めて顕著である。湾全体における年間の平均値は 660 tonC・day^{-1} である。1年間の細菌生産量を計算すると，2.4×105 tonC と算出される。同一時期に大阪湾で基礎生産量が ^{13}C 現場吊り下げ法によって測定され，その値は湾全体で年間 14.8×10^5 tonC と見積もられている（Yamaguchi and Imai 1996）。この値は，報告されたものとしては世界的にも珍しい高い値である（西沢 1986，安楽・西沢 1987）。細菌の生産量を基礎生産量と比べると 16.3% となり，細菌による有機物同化効率を約 50% とすると（Payne 1970），基礎生産の約 1/3 が細菌を経由することになる。広島湾では，この比率が約 50% であった（今井・山口 1996）。

細菌の現存量や生産量を求めるために今回用いた炭素量変換係数は，0.087 gC・cm^{-3}（Ferguson and Rublee 1976）であるが，この値は報告されているものの中では小さい方になる。Nagata and Watanabe（1990）が天然細菌から求め提唱している 0.14 gC・cm^{-3} という係数を用いるならば，大阪湾において細菌を経由する基礎生産の割合は 52% と見積もられる。

大阪湾の平均基礎生産量は，ナノプランクトンとマイクロプランクトンとを合わせて 971 gC・m^{-2}・yr^{-1}（前者が 646，後者が 325）である（Yamaguchi and Imai 1996）。これら植物プランクトンを直接摂食すると考えられる微小動物プランクトンとネット動物プランクトンの生産量は，それぞれ 11.3 gC・m^{-2}・yr^{-1}（会沢 1987）および 23 gC・m^{-2}・yr^{-1}（古賀 1987）と見積もられている。動物プランクトンの摂食量は少なくとも生産量の約3倍あるので（西沢 1986），その量は 102.9 gC・m^{-2}・yr^{-1} と計算される。しかしながら，この被摂食量は基礎生産の高々 10.6% を占めるに過ぎず，膨大な基礎生産は動物プランクトンによる生産（二次生産）へと有効に転送されていないと言えよう（西沢 1986，安楽・西沢 1987）。これに比べ，細菌の生産は 157 gC・m^{-2}・yr^{-1} であり，上述のように基礎生産の約 1/3 が細菌を経由することになる（高い炭素量変換係数を用いれば約 1/2 と計算される）。今回の細菌生産量の測定には，海底面や底泥中の試料は含まれていない。干潟や浅海域の底泥表層堆積物中には，細菌が概ね 10^9 cells・cm^{-3} のオーダーの密度で生息していることが知られている（Meyer-Reil 1983，Imai 1987）。すなわち，このことは底泥 1 cm 深で水柱 10 m 分のオーダーに相当する細菌が存在することを意味している。それゆえ，基礎生産者によって生産された有機物の大部分は細菌を経由し，微生物ループへと参入しているものと考えられる。微生物ループ

へと入った有機物は，最終的には捕食食物連鎖へと合流することになるが，そこに至るまでの食段階数が多いので，効率が悪いと推察される（Ducklow *et al.* 1986，谷口 1990，今井 1990）。以上のように，大阪湾における高い基礎生産力は，安楽・西沢（1987）の指摘するように，高次の生物生産へとは効率的に転送されず，微生物ループの中で消費されている可能性が大きいと推論される。また，海底に沈降した有機物の行方においても，細菌が重要な役割を演じているものと考えられる。このような観点から，生物生産過程における微生物ループの役割を定量的に明らかにすることが将来重要な研究課題であろう。

摘　　要

1984年9月から1985年6月までの間4回，東部瀬戸内海に位置する大阪湾において調査を実施し，海水中の海洋細菌の全細菌数，平均細胞体積，現存量，および生産量を測定した。細菌数の計数にはDAPI染色と落射蛍光顕微鏡による直接検鏡法を用いた。細菌の細胞体積の測定は画像解析によった。細菌の増殖速度は，FDC法（分裂細胞頻度法）によって求めた。

総細菌数は，0.40×10^{6}～5.08×10^{6} cells・ml^{-1}（平均 1.44×10^{6} cells・ml^{-1}）の値を示し，高水温期に多く，また表層付近および湾東部の沿岸域で高密度である傾向があった。試水中の細菌の平均体積は，0.041～0.107 μm^3（総平均 0.073 μm^3，n＝6900）の値であった。細菌現存量は，2.30～37.78 $\mu gC \cdot l^{-1}$（総平均 9.38 $\mu gC \cdot l^{-1}$）であった。また単位面積当たりの現存量は，0.04～0.93 $gC \cdot m^{-2}$（総平均 0.28 $gC \cdot m^{-2}$）であった。大阪湾全体の細菌現存量は，237～662 tonC（総平均 428 tonC）で季節的に変動した。

細菌の生産速度は0.17～136.38 $\mu gC \cdot l^{-1} \cdot day^{-1}$（総平均 11.36 $\mu gC \cdot l^{-1} \cdot day^{-1}$）の間で変動し，表層付近，および沿岸域で高い傾向が認められた。また季節的には高水温期に高く，季節変化の度合いも1桁以上もあった。大阪湾全体の生産量は 95～1447 $tonC \cdot day^{-1}$（平均 660 $tonC \cdot day^{-1}$）であり，年間の生産量は 2.4×10^{5} tonC と見積もられた。基礎生産の1/3以上が細菌を経由することが示唆された。

謝　　辞

本研究に対し有益なご助言と激励を賜った，元南西海区水産研究所赤潮部長の安楽正照博士，同研究所元赤潮生物研究室長の伊藤克彦博士（現在養殖研究所環境管理部長），ならびに同研究所元赤潮発生予察研究室長の古賀文洋博士（現在新日本気象海洋株式会社）に，心から感謝の意を表します。また調査にあたって，採水等の洋上作業にご協力いただいた南西海区水産研究所調査船しらふじ丸の乗員各位に深謝します。本研究は，科学技術庁振興調整費による「海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究」の一貫として実施したものである。

文　　献

会沢安志，1987：微小動物プランクトン．海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究（第Ⅱ期）成果報告書．科学技術庁研究開発局，313–316.

安楽正照・西沢　敏，1987：生物生産の動態．海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究（第Ⅱ期）成果報告書．科学技術庁研究開発局，388–389.

Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J. S. Gray, L.-A. Meyer-Reil and F. Thingstad, 1983: The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257–263.

Cole, J. J., S. Findlay and M.L. Pace, 1988: Bacterial production in fresh and seawater ecosystems: a cross-system overview. *Mar.Ecol. Prog. Ser.*, **43**, 1–10.

Ducklow, H. W., D. A. Purdie, P. J. LeB. Williams and J. M. Davies, 1986: Bacterioplankton: A sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science*, **232**, 865–867.

Ducklow, H. W. and F. K. Shiah, 1993: Bacterial production in estuaries. In "Aquatic Microbiology - An ecological approach" (ed. by Ford, T. E.), Blackwell Sci. Publ., Oxford, 261–287.

Es, F. B. and L.-A. Meyer-Reil, 1982: Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. In "Advances in microbial ecology vol. 6" (ed. by Marshall, K. C.), Plenum Press, New York, 111–170.

Ferguson, R. L. and P. Rublee, 1976: Contribution of bacteria

to standing crop of coastal plankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 141–145.

Fukami, K., N. Murata, Y. Morio and T. Nishijima, 1996: Distribution of heterotrophic nanoflagellates and their importance as the bacterial consumer in a eutrophic coastal seawater. *J. Oceanogr.*, **52**, 399–407.

Hagström, A., U. Larsson, P. Horstedt and S. Normark, 1979: Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.*, **37**, 805–812.

今井一郎，1984：周防灘における海洋細菌の粒子径組成と現存量．南西水研研報，**17**, 183–196.

今井 一郎，1985：微生物の動態．海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究（第I期）成果報告書．科学技術庁研究開発局，233–236.

Imai, I., 1987: Size distribution, number and biomass of bacteria in intertidal sediments and seawater of Ohmi Bay, Japan. *Bull. Jpn. Soc. Microb. Ecol.*, **2**, 1–11.

今井一郎，1989：沿岸域における微生物の生態．沿岸海洋研究ノート，**27**, 85–101.

今井一郎，1990：海洋における従属栄養性微小鞭毛虫類の細菌捕食者としての役割．月刊海洋，**22**, 60–66.

今井 一郎・山口峰生，1996：北部広島湾における海洋細菌の現存量と生産量，および従属栄養性微小鞭毛虫類の季節変化．南西水研研報，**29**, 75–86.

Iwamoto, N., I. Imai and S. Uye, 1994: Seasonal fluctuation in abundance of bacteria, heterotrophic nanoflagellates, autotrophic nanoflagellates and nanodiatoms in Hiroshima Bay, the Inland Sea of Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **41**, 31–42.

城 久，1985：大阪湾．日本全国沿岸海洋誌，日本海洋学会沿岸海洋研究部会編集委員会編，東海大学出版会，642–655.

古賀文洋，1987：ネット動物プランクトン．海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究（第II期）成果報告書．科学技術庁研究開発局，317–321.

木暮一啓，1994：微生物を介した物質循環．現代の水産学，日本水産学会出版委員会編，恒星社厚生閣，181–190.

Larsson, U. and A. Hagström, 1982: Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar. Biol.*, **67**, 57–70.

Meyer-Reil, L.-A., 1983: Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow water station in the western Kiel Bight II. Analysis of benthic bacterial populations. *Mar. Biol.*, **77**, 247–256.

村上彰男，1976：瀬戸内海の海域生態と漁場，フジ・テクノシステム，415 p.

永田 俊，1993：微生物ループと水圏物質循環-溶存態有機物の生成と分解をめぐって-．日本微生物生態学会報，**8**, 149–155.

Nagata, T. and Y. Watanabe, 1990: Carbon- and nitrogen-to-volume ratios of bacterioplankton grown under different nutritional conditions. *Appl. Environ. Microbiol.*, **56**, 1303–1309.

Newell, S. Y. and R.R. Christian, 1981: Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity. *Appl. Environ. Microbiol.*, **42**, 23–31.

西沢 敏，1986：プランクトンフィーダー．漁業からみた閉鎖性海域の窒素・リン規制，村上彰男編，恒星社厚生閣，12–18.

Payne, W. J., 1970: Energy yields and growth of heterotrophs. *Ann. Rev. Microbiol.*, **24**, 17–52.

Porter, K. G. and Y. S. Feig, 1980: The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 943–948.

Rieman, B., P. Nielsen, M. Jeppesen, B. Marcussen and J. A. Fuhrman, 1984: Diel changes in bacterial biomass and growth rates in coastal environments, determined by means of thymidine incorporation into DNA, frequency of dividing cells (FDC), and microautoradiography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17**, 227–235.

Sherr, E. B., B. F. Sherr and G. A. Paffenhofer, 1986: Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a "missing" trophic link in marine pelagic food webs ? *Mar. Microb. Food Webs*, **1**, 61–80.

Simon, M., B. C. Cho and F. Azam, 1992: Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**, 103–110.

谷口 旭，1990：微小動物プランクトン研究の歴史と将来の展望 (I)．月刊海洋，**22**, 3–9.

山口峰生・安楽正照，1984：瀬戸内海西部周防灘における基礎生産について．南西水研研報，**17**, 135–149.

Yamaguchi, M. And I. Imai, 1996: Size fractionated phytoplankton biomass and primary productivity in Osaka Bay, eastern Seto Inland Sea, Japan. *Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.*, **29**, 59–73.

山口峰生・今井一郎・松尾 豊，1995：広島湾における植物プランクトンの現存量と光合成速度の季節変化．南西水研研報，**28**, 63–72.

Zimmermann, R., 1977: Estimation of bacterial number and biomass by epifluorescence microscopy and scanning electron microscopy. In "Microbial ecology of a brackish water environment" Ecological studies 25 (ed. by Rheinheimer, G.), Springer-Verlag, Berlin, 103–120.

Zimmermann, R., R. Iturriaga and J. Becker-Birck, 1978: Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration. *Appl. Environ. Microbiol.*, **36**, 926–935

1996年12月13日受理 (Accepted on December 13, 1996)
南西海区水産研究所業績 A 第60号 (Contribution No. A60 From the Nansei National Fisheries Research Institute)
今井一郎：京都大学大学院農学研究科応用生物科学専攻海洋環境微生物学研究室　〒606–01　京都市左京区北白川追分町 (I. Imai: Laboratory of Marine Environmental Microbiology, Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawa, Sakyou, Kyoto 606–01, Japan)
山口峰生：南西海区水産研究所赤潮環境部　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石 2–17–5 (M. Yamaguchi: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 183–188 (1997)

Simplified Method to Measure the Clearance Rate of Bivalve Fed on Microalgae

Yukihiko Matsuyama and Takuji Uchida

A simple and rapid method to measure the clearance rate in the blue mussel *Mytilus galloprovincialis* was preliminary studied using various microalgae. The method is based on the measurement of the decrease of microalgal cell density due to the uptake by the mussel. For rapid measurement, cell densities of microalgae were determined by an evaluation of the *in vivo* chlorophyll *a* fluorescence. Good correlation coefficients ($r^2 > 0.99$) were obtained between the cell density and the *in vivo* chlorophyll *a* fluorescence over a wide range of concentrations of the microalgae. The clearance rates for six different phytoplankton species showed an almost similar range of values from 0.774 to 0.984 L $ind^{-1}h^{-1}$ except for the toxic dinoflagellate, *Alexandrium tamarense*. This method will be useful to evaluate the short-term response of *M. galloprovincialis* to microagae and may also be applicable to other filter-feeding bivalves.

Key word: Clearance rate, *in vivo* fluorescence, microalgae, *Mytilus galloprovincialis*, bivalve

Clearance rates in bivalves are influenced by environmental conditions such as temperature, salinity, pH, dissolved oxygen, and the size and shape of the suspended particles (Ali 1970, Winter 1978, Jørgensen 1990). Direct and indirect methods have been developed in order to measure the filtration rate and clearance rate (see Omori and Ikeda 1984) of bivalve in many previous studies (Jørgensen 1990). Indirect methods determine the water volume cleared of suspended particles which may be algal cells, or inorganic or organic particle, using photometric instruments, electronic particle counters or flow cytometry (Yentsch et al. 1983, Shumway et al. 1985, Jørgensen 1990). Indirect methods might be more suitable than direct ones considering the physiological stress on bivalves. However, measurements of particle densities using these instruments require complicated pre-treatments procedures for sample filtration, fixation, staining with immunofluorescence and extraction. In addition, measurements of particle densities by particle counters sometimes lead to an underestimation and overestimation of the particle number, because particle counters regards polymorphic or aggregated matters as a single particle. In the measurement of the chain-forming diatom *Skeletonema costatum*, there are further limits on the application of particle counters in feeding experiments, because the chains are easily broken into smaller chains by the animals activity (Omori and Ikeda 1984). Therefore, this method is hardly been adapted to determine densities for chain-forming phytoplankton.

We report here a simple and rapid measurement of the clearance rates of *Mytilus galloprovincialis* by estimating the decrease of microalgal cell densities using autofluorescence.

Materials and Methods

Mussel preparation Adult *Mytilus galloprovincialis* with a shell height 26.0 ± 1.2 (SD) mm, and whole weight 2.03 ± 0.28 (SD) g (n = 20), were used as the test organisms in the present study. The organisms were collected from Hiroshima Bay in the Seto Inland Sea, Japan, in March 1994. The collected mussels were maintained in running seawater at a temperature ranging from 17 to 19°C

and fed with cultured microalgae (*Isochrysis galbana*, *Skeletonema costatum*) over ten days. Prior to the experiments, each individual was placed into a container and gut contents purged in filtered seawater (Whatman GF/F, pore size 0.7 μ m) over 24h at 20°C ± 1.5°C. Filtered seawater was replenished at least once before each experiment. Only healthy individuals, which were judged by the production of byssus threads and the full extension of their mantle edge, were used for the experiments.

Culture of microalgae Clonal culture of *Isochrysis galbana* was provided by Dr. H. Iwasaki (Mie University). Other microalgal species used in the experiments were isolated from the surface water of Hiroshima Bay (Table 1). Clonal cultures of these species were obtained using the micropipette isolation method (Iwasaki 1967). All strains were cultured in modified SWM-3 medium (Chen et al. 1969, Itoh and Imai 1987) at 20°C under 100 μ $Em^{-2}s^{-1}$ of cool-white fluorescent illumination on a 12h light: 12h dark cycle. Cultures at the late exponential to early stationary phase (7 to 16 days after inoculation) were used in the experiments.

Measurements of clearance rate Cell densities of microalgae were determined by a fluorometer (Turner Designs Co., Model 110). The fluorometric method is based on the measurement of *in vivo* chlorophyll *a* fluorescence of the microalgae (hereafter termed "fluorescence") in the cuvette (Brand et al. 1980). Five milliliters of each culture supernatant was transferred into a cuvette and its fluorescence was measured by the fluorometer.

Table 1. A list of microalgae used in the present experiment. All except for *Isochrysis galbana* were isolated from Hiroshima Bay.

Species	Isolation record
Diatoms	
Skeletonema costatum	April 1993
Ditylum brightwellii	April 1993
Flagellates	
Isochrysis galbana	–
Scrippsiella trochoidea	March 1993
Heterosigma akashiwo	June 1992
Alexandrium tamarense	March 1994

Prior to experiments, correlations between cell density and *in vivo* fluorescence units of microalgae were examined. Cultures of the microalgae species in the early stationary phase were diluted with filtered seawater to various concentrations (see Fig. 1). Cell densities of each sample were determined by counting the cells under a microscope concurrently with the fluorescence measurements. Same comparison was done in presence of *Mytilus galloprovincialis* to evaluate the effect of fluoremetric substances derived from both *I. galbana* cells and excrements of mussel on fluorescence measurement.

Clearance rate was measured by an indirect method which is based on the time course change of microalgal cell density caused by the filtration of the mussels. In the experiments, each microalgal species was inoculated to pre-aerated filtered seawater in which the final cell density was 60-90 relative units of fluorescence. Then, a healthy mussel was placed in the aerated semitransparent plastic beaker containing 50-100 ml of the microalgal culture. Time course measurements of fluorescence in the culture supernatant were conducted after the relaxation (shell opening and extension of mantle) of the mussel. When feces or pseudofeces of the mussel were observed during experiment, these were removed with Pasteur pipettes. The sample was not stirred or aerated to avoid any disturbance since this might affect the filtering-process of the mussel. Water temperature ranged from 21-23°C during the experiments. Clearance rates were calculated by the following equation (Coughlan 1969):

$$CR = \ln(F_0/F_t) \cdot M/t$$

where, CR is the clearance rate, F_0 is the initial fluorescence value of ambient water, F_t is the fluorescence at t, M is the total volume of ambient water and t is the time after the start of the experiment (10-20 minutes). Background fluorescence of filtered seawater was not detected in any of the

experiments.

All experiments were conducted in triplicate and data sets were subjected to one-way analysis of variation.

Results and Discussion

Figure 1 shows the relationships between cell density and fluorescence for *I. galbana* and *S. costatum*. A linear relationship was clearly demonstrated over a wide range of cell densities for *I. galbana* and *S. costatum*. Correlation coefficients of $r^2 = 0.99$ for *I. galbana* and $r^2 = 0.99$ for *S. costatum* were determined. The experiments for *Ditylum brightwellii*, *Scrippsiella trochoidea*, *Heterosigma akashiwo*, and *Alexandrium tamarense* also demonstrated similar results (data not shown) indicating that this procedure is applicable to chain-forming species such as *S. costatum*. This is one of the advantages of this method compared to those using a particle counter or a flow cytometer.

Figure 2 shows the change of cell density and fluorescence of *I. galbana* in the presence of the mussel. Fluorescence is closely related to the cell number of *I. galbana* in the presence of the mussel, and the relationship between fluorescence and *I. galbana* cell density during this experiment corresponds to the linear plot shown in Fig. 1. Therefore, the measurement of fluorescence can be used to estimate the clearance rate of mussel although a low fluorescence value (< 0.3 units) were detected when all *I. galbana* cells disappeared from the culture supernatant (3h after). We considered that the fluorescence remaining in seawater is probably due to dissolved substances from algal cells and excrement from the mussel.

During the experiments, feces and pseudofeces excreted by mussels were removed to ensure the accurate measurements because these excrements cause overestimation of fluorescence. Especially, for *D. brightwellii* and *S. costatum*, pseudofeces began to be excreted immediately after the start of each experiment. These diatoms may eventually be recognized as an inadequate source of food for *M. galloprovincialis* (Sauriau and Baud 1994).

The decrease curve for *I. galbana* was not linear throughout experiment (see Figure 2). In batch condition, the mussel is continuously withdrawing particles and diluting the suspension with filtrate. The clearance rate of bivalves has been shown to be strongly influenced by the concentration of microalgae (i. e., Schulte 1975). We preliminary studied the

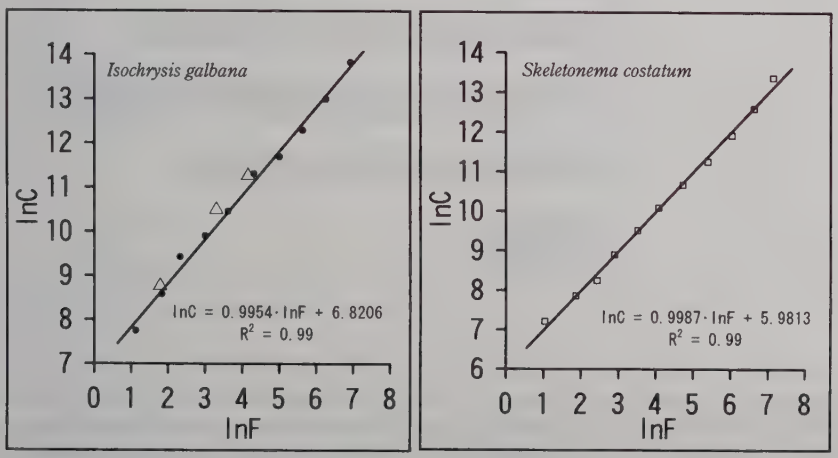


Fig. 1. Correlations between cell density (C; cells ml $^{-1}$) and *in vivo* fluorescence (F; Relative units). Open triangles show the lnC-lnF relationship when the mussel filters *Isochrysis galbana* as a food item (see Fig. 2).

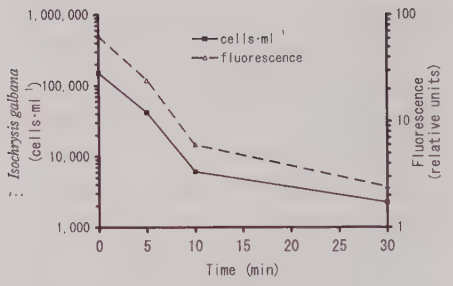


Fig. 2. Decrease in the cell density (cells ml^{-1}) and *in vivo* fluorescence (relative units) of *Isochrysis galbana* by uptake by a mussel. Clearance rate (0-10 min) was calculated as 0.845 L $ind^{-1}h^{-1}$.

effects of the initial concentration of *I. galbana* on the clearance rate of mussels used in this experiment. Results of these preliminary trials found the clearance rates of mussel are not variable in concentrations ranging from 5 to 300 relative units. Therefore this method, at least, is applicable for short-term measurements in the fluorescence range of 5-300 relative units (data not shown). However, the concentrations of microalgae measured in the present study are unusually observed in natural environments except during bloom. For the accurate measurement of the clearance rate especially in natural cell density, further examination is necessary.

Figure 3 shows the clearance rates for each microalgal species measured with the method mentioned above. The clearance rates calculated from the experiments using different microalgal species were of a relatively narrow range from 0.774 to 0.984 L $ind^{-1}h^{-1}$, with the exception of paralytic shellfish toxin producing dinoflagellate, *Alexandrium tamarense*. These results indicate that all microalgae tested except for *A. tamarense*, are filtered by *M. galloprovincialis* at almost the same rate regardless of their size and form.

Notable decrease in the clearance rates of *Mytilus edulis* exposed to *A. tamarense* has been observed in previous studies (Shumway and Cucci 1987, Lesser and Shumway 1993). This dinoflagellate is toxic not only to mammals but also to common phytoplankton

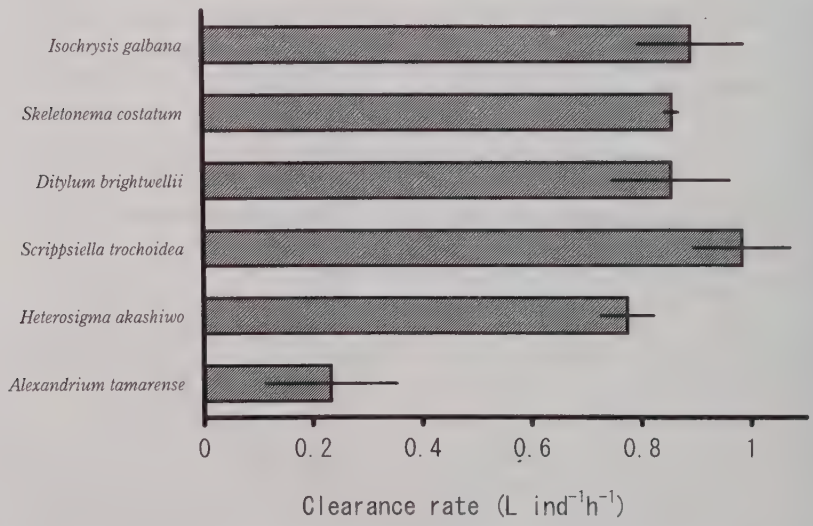


Fig. 3. Clearance rates of mussels for different species of microalgae. Bars denote the standard deviation. Initial cell densities of each microalgae were *Isochrysis galbana*; 67,000 cells ml^{-1}, *Skeletonema costatum*; 26,000 cells ml^{-1}, *Ditylum brightwellii*; 5,000 cells ml^{-1}, *Scrippsiella trochoidea*; 4,700 cells ml^{-1}, *Heterosigma akashiwo*; 12,000 cells ml^{-1}, and *Alexandrium tamarense*; 3,500 cells ml^{-1}, respectively. Clearance rate of mussels exposed to *A. tamarense* is significantly ($P < 0.01$) lower.

grazers i. e., zooplankton (Ives 1985), ciliate (Hansen 1989), and bivalves (Shumway and Cucci 1987, Gainey and Shumway 1988). On the other hand, the harmful fish killing phytoflagellate, *H. akashiwo* was readily taken up by the mussel without any toxic effects. Nagai et al. (1996) also reported that juvenile pearl oyster, *Pinctada fucata* survived in a dense culture (100,000 cells ml^{-1}) of this phytoflagellate, and even ingested them. In addition, *H. akashiwo* had no effect on the shell growth response of the mussel, *M. edulis* (Nielsen and Stromgren 1991).

Fluorometric measurements have been used to evaluate the growth of phytoplankton in culture (Brand et al. 1980, Imai et al. 1993, Yamaguchi 1991, Yamamoto et al. 1995) since this is a less labor intensive method than that by counting phytoplankton cells directly. Using the fluoremetric technique the present study has enabled the rapid and simple measurements of clearance rate by mussel.

Acknowledgments

We express our gratitude to Dr. H. Iwasaki for kindly supplying *I. galbana*. Thanks are also due to Dr. M. Yamaguchi (Nansei National Fisheries Research Institute) for valuable comments on the experiment. We extend our appreciation to Dr. M. Maeda (Nansei National Fisheries Research Institute) for critical reading of the manuscript and to Dr. T. Honjo of Kyushu University and Dr. T. Ikeda of Hokkaido University for valuable comments on the manuscript.

References

Ali, R. M., 1970: The influence of suspension density and temperature on the filtration rate of *Hiatella arctica*. *Mar. Biol.*, **6**, 291–302.

Brand L. E., R. R. L. Guillard and L. S. Murphy, 1980: A method for the rapid and precise determination of acclimated phytoplankton reproduction rates. *J. Plankton Res.*, **3**, 193–201.

Chen, L. C. M., T. Edelstein and J. McLachlan, 1969: *Bonnemaisonia hamifera* Hariot in nature and in culture. *J. Phycol.*, **5**, 211–220.

Coughlan, J., 1969: The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Mar. Biol.*, **2**, 356–358.

Gainey, L. F. Jr. and S. E. Shumway, 1988: A compendium of the responses of bivalve molluscs to toxic dinoflagellates. *Journal of Shellfish Research*, **7**, 623–628.

Hansen, P. J., 1989: The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense*: effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **53**, 105–116.

Imai, I., Y. Ishida and Y. Hata, 1993: Killing of marine phytoplankton by a gliding bacterium *Cytophaga* sp., isolated from the coastal sea of Japan. *Mar. Biol.*, **116**, 527–532.

Itho, K. and I. Imai, 1987: Rafido so (Raphidophyceae), in "A Guide for Studies of Red Tide Organism", ed. by Japan Fisheries Resource Conservation Association, Shuwa, Tokyo, pp. 122–130.

Ives, D. J., 1985: The relationship between *Gonyaulax tamarensis* cell toxin levels and copepod ingestion rates. In: Anderson, D. M., White, A. W., Barden, D. G. (eds) Toxic dinoflagellates, Elsevier, New York, pp. 413–418.

Iwasaki, H., 1967: The isolation and culture of unicellular algae. Japan Fisheries Resource Conservation Association, Tokyo, 55 p.

Jørgensen, C. B., 1990: Bivalve filter-feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark, 37p.

Lesser, M. P. and S. E. Shumway, 1993: Effects of toxic dinoflagellates on clearance rates and survival in juvenile bivalve molluscs. *Journal of Shellfish Research*, **12**, 377–381.

Nagai, K., Y. Matsuyama, T. Uchida, M. Yamaguchi, M. Ishimura, A. Nishimura, S. Akamatsu and T. Honjo, 1996: Toxicity and LD_{50} levels of the red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on juvenile pearl oysters. *Aquaculture*, **144**, 149–154.

Nielsen, M. V. and T. Stromgren, 1991: Shell growth response of mussels (*Mytilus edulis*) exposed to toxic microalgae. *Mar. Biol.*, **108**, 263–267.

Omori, M. and T. Ikeda, 1984: Methods in marine zooplankton ecology, John Wiley & Sons, New York, 332 pp.

Sauriau, P. G. and J. P. Baud, 1994: Artificial filament breakage of the diatom *Skeletonema costatum* intended for mollusc aquaculture. *Aquaculture*, **123**, 69–81.

Schulte, E. H., 1975: Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, **30**, 331–341.

Shumway, S. E., T. L. Cucci, R. C. Newell and C. M. Yentsch, 1985: Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **91**, 77–92.

Shumway, S. E. and T. L. Cucci, 1987: The effects of the toxic dinoflagellate *Protoganyalux tamarensis* on feeding and behaviour of bivalve molluscs. *Aquatic Toxicol.*, **10**, 9–27.

Winter, J. E., 1978: A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artifical aquaculture systems. *Aquaculture*, **13**, 1–33.

Yamaguchi, M., 1991: Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth rates of noxious red tide flagellates *Chattonella antiqua* and *C. marina* (Raphidophyceae). *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1277–1284.

Yamamoto, T., Y. Yoshizu and K. Tarutani, 1995: Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* isolated from Mikawa Bay, Japan. *Jpn. J. Phycol.*, **43**, 91–98.

Yentsch, C. M., P. K. Horan, K. Muirhead, Q. Dortch, E. Haugen, L. Legendre, L. S. Murphy, M. J. Perry, D. A. Phinney, S. A. Pomponi, R. W. Spinrad, M. Wood, C. S. Yentsch, and B. J. Zahuranec, 1983: Flow cytometry and cell sorting: a technique for analysis and sorting of aquatic particles. *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 91–98.

微細藻類を用いた二枚貝濾水量の簡便な測定法

松山幸彦・内田卓志

ムラサキイガイの濾水量を簡便かつ迅速に測定するため，様々な植物プランクトンを用いて予備的な検討を行った。植物プランクトンの密度の変化は，クロロフィルａの自家蛍光を，蛍光光度計で測定した。細胞密度と蛍光値の間には幅広い濃度範囲にわたって強い正の相関が認められた。従って，蛍光値から細胞密度を正確に推定することが可能であった。いくつかの植物プランクトン（連鎖個体を含む）を用いて濾水量を測定した結果，*Alexandrium tamarense* を除いて高い再現性が得られた。二枚貝に対する短期間の暴露実験などを行う上で，本法は簡便かつ有効な方法と考えられる。

1997年１月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 第61号 (Contribution No. A61 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
松山幸彦：南西海区水産研究所　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石 2–17–5 (Y. Matsuyama: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)
内田卓志：南西海区水産研究所　〒739–04　広島県佐伯郡大野町丸石 2–17–5 (T. Uchida: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno-cho, Saeki-gun, Hiroshima 739–04, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 189–207 (1997)

1995年広島湾西部で発生した *Heterocapsa circularisquama* 赤潮の発生状況と漁業被害の概要

松山　幸彦・木村　　淳・藤井　　斉・高山　晴義・内田　卓志

Occurrence of a *Heterocapsa circularisquama* Red Tide and Subsequent Damages to Shellfish in Western Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan in 1995

Yukihiko Matsuyama, Atsushi Kimura, Hitoshi Fujii, Haruyoshi Takayama and Takuji Uchida

A red tide of the harmful dinoflagellate, *Heterocapsa circularisquama* (Peridiniales, Dinophyceae) occurred at Ohno Strait of the western part of Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan in 1995. This is the first incidence of a *H. circularisquama* red tide in the Seto Inland Sea. Daily surveys were carried out in the center of Ohno Strait in order to clarify the environmental conditions during the red tide and the impact of *H. circularisquama* on bivalves mollusks.

H. circularisquama formed a red tide (> 700 cells ml^{-1}) from 10 November to 1 December, 1995. When the cell density of *H. circularisquama* reached > 2,000 cells ml^{-1}, the seawater was discolored to dark brown (coloration similar to "stained iron" or "cocoa"). Maximum cell density was 9,000 cells ml^{-1} at the Kuba Fishery Harbor. The occurrence of this red tide was restricted to the Ohno Strait where the water exchange rate is the lowest in Hiroshima Bay. A high cell density of this alga was observed particularly in the upper layer (0 – 2 m).

Water temperature and salinity during the red tide were 14.7 – 17.8°C and 31.7-32.2 psu, respectively. Water temperature during this red tide was 8 – 12°C lower than found for other *H. circularisquama* red tide in Ago Bay and Fukuoka Bay. Cell density of *H. circularisquama* gradually decreased when water temperatures became lower than 15°C. However, dividing cells of *H. circularisquama* were observed on 22 December when the water temperature was only 11.8°C. Due to the low precipitation in 1995, salinity in Hiroshima Bay during the red tide of *H. circularisquama* was uniformly high. Dissolved inorganic nitrogen (DIN) and dissolved inorganic phosphate (DIP) during the red tide were 7.8 – 12.1 μM and 0.09 – 0.14 μM, respectively. The DIP concentration was relatively low and the DIN/DIP ratio ranged between 68 – 121. The number of diatoms was low (< 200 cells ml^{-1}) during the occurrence of *H. circularisquama* red tide. It is most likely that the high salinity, high DIN/DIP ratio, and low density of diatom cells enhanced the development of *H. circularisquama*. Populations of grazers such as tintinids and heterotrophic flagellates were low throughout the period of the *H. circularisquama* red tide.

The red tide of *H. circularisquama* in Hiroshima Bay led to mass mortalities in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*), short-necked clam (*Tapes philippinarum*), and blue mussel (*Mytilus galloprovincialis*). Economic losses to cultured oyster and short-necked clam were estimated at 325 million yen. Mortality of oyster was observed at 10 – 30% in the red tide area with particularly high mortalities (50 – 90%) observed in the high cell density area (3,500 – 9,000 cells ml^{-1}). Mortality of

the blue mussel was observed at 9.5% in the area of 1,000 – 3,000 cells ml^{-1} and 30% in the area of 3,500 – 9,000 cells ml^{-1}. Further, mortality of oysters was higher in the near surface layer (0 – 2 m) than the bottom layer (> 5 m), which was closely related to the vertical distribution of the *H. circularisquama* cells.

Some biological assays on bivalves were conducted using samples of *H. circularisquama* from the natural red tide. Adult oysters died within 48 – 60h and showed vigorous clapping, extreme retraction of their mantle, and paralysis when exposed to a concentration of 11,200 cells ml^{-1} of *H. circularisquama* cells. These refusal behaviors were observed from a concentration of 20 – 50 cells ml^{-1} of *H. circularisquama*. Eighty five percent of juvenile mussels died within 4 days showing extreme retraction of their mantle, low production of byssus, and sustained valve closure when exposed to 10,000 cells ml^{-1} of natural *H. circularisquama* cells. The mean clearance rate of oyster and mussel decreased to 1.5% and 8.8% of normal rates, respectively when exposed to 730 cells ml^{-1} of natural *H. circularisquama*. However, reduction of the clearance rate or refusal behaviors were not observed for the filtrate (GF/F) of *H. circularisquama* (3,700 cells ml^{-1}) red tide.

Key words: *Heterocapsa circularisquama*, Red tide, Hiroshima Bay, Bivalve, Mortality

近年世界各地で有害藻類の大増殖（赤潮）による水産生物への漁業被害が急速に増加している（Shumway 1990, Haregraeff 1993, Anderson 1994, Honjo 1994）。それら原因生物のなかには，これまで存在が知られていなかった新種のプランクトンが含まれていることも少なくない（Smayda and Villareal 1989, Rosenberg et al. 1988, Burkholder et al. 1992）。

わが国沿岸では，1988年に高知県浦ノ内湾で新種の渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama*（Horiguchi 1995）の赤潮が初めて発生した（松山他 1995）。*H. circularisquama* の赤潮は二枚貝だけを特異的に斃死させ，魚類等には全く影響を及ぼさない（山本・田中 1990, 松山他 1995）。こうした，特定の生物群に対してのみ毒性を示す赤潮プランクトンはこれまで全く知られていなかった。その後本種は西日本各地で頻発するようになり，毎年多くの漁業被害を生じさせている（山本・田中 1990, Horiguchi 1995, 松山他 1995, Matsuyama et al. 1996）。本種の赤潮は1988年以降，太平洋沿岸および九州西岸の外海に面した内湾域で急速に拡大していた（松山他 1995）。

そうしたなか，1995年11月から12月にかけて，広島湾西部の大野瀬戸を中心に，*H. circularisquama* の赤潮が発生した。本種が瀬戸内海で赤潮を形成したのは今回が始めてである。広島湾はカキやアサリなど二枚貝の集約的養殖が行われている海域だけに，赤潮による漁業被害は深刻で，広島県の取りまとめによると，カキやアサリを中心とした漁業被害は3億2500万円に上った（水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 1996）。

本報では，今回発生した *H. circularisquama* 赤潮の発生状況，赤潮発生時の海況，および漁業被害の状況等について報告する。

材料と方法

赤潮海水の採水および海況等の観測 赤潮及び海況の観測は図1に示した大野瀬戸に位置するStn. 1.（図2）を中心に，11月9日から12月27日にかけてほぼ毎日行った。採水は最高潮位時間の前後2時間以内に行い，採水層は原則として水深 0, 2, 5 m とし，赤潮の最盛期には 1 m 層の採水も実施した。採水はニスキン採水器を用いて実施した。1L の海水を採水後，直ちに室内に持ち帰り，界線入スライドグラス上の海水に含まれるプランクトンを顕微鏡で同定・計数した。細胞密度が 1 cells ml^{-1} を下回った時には，

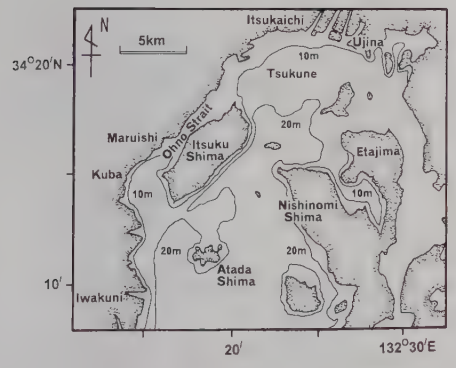


Fig. 1. Location of Ohno Strait in the western part of Hiroshima Bay where the water exchange rate is lowest in this Bay.

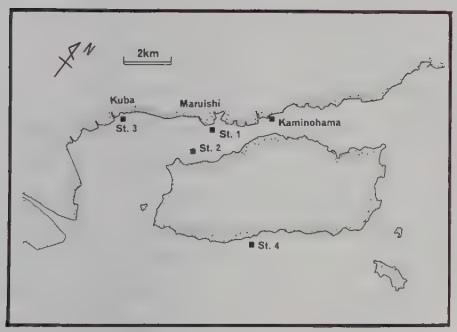


Fig. 2. Sampling sites of the red tide water in Ohno Strait.

10 μm のオムニポアフィルター（ミリポアー社製）を装着したろ過器を用いて，試水中の 10 μm 以上の粒子画分を濃縮した。濃縮直後の *H. circularisquama* は衝撃等により球形化・不動化しているため同定が困難である。このため，濃縮海水を一晩 20°C に設定したインキュベーター中に静置して遊泳細胞に変化するのを待った後，細胞密度の計数を行った。

水温，塩分は CTD（model NS-3P, Merbabu trading 社製）を用いて測定した。栄養塩類（溶存態無機窒素塩: DIN，溶存態無機リン酸塩: DIP，珪酸塩）の測定は，Strickland and Parsons（1972）の方法に準じ，自動分析装置（TrAAcs 800，ブランルーベ社製）を用いて測定した。試水は 0.45 μm のシリンジフィルター（東洋濾紙社製）で濾過後，分析まで –20°C 以下で凍結保存した。気象データは気象月報を用いて解析した。

H. circularisquama の増殖速度を調べるため，12 月 1 日に採水した 0 m の海水を，目合 30 μm のナイロンメッシュを用い動物プランクトンなどの補食生物を除いた後，三角フラスコに 100 ml 分注し，明暗周期 12L : 12D，100 μ $E^{-1}m^{-2}s^{-1}$ の条件下でインキュベーターに静置した。採水時点での水温は 14.7°C，インキュベーターの設定温度は 15°C であった。細胞密度と栄養塩の測定は翌日および翌々日に行った。

赤潮現場における二枚貝の斃死状況　マガキ *Crassostrea gigas* については，Stn. 1 付近で養殖されていた 1 年生マガキを 11 月 14 日に採取してカゴに収容し，Stn. 1（赤潮発生域）および Stn. 4（赤潮非発生域）に懸垂して斃死状況を観察した。懸垂水深は 0,2,5,8 m で，Stn. 1 では各水深 30 個体ずつ，Stn. 4 では 22 個体ずつを実験に供した。

ムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* については，11 月 13 日に，Stn. 1. 付近の浮ブイ等に付着していた天然個体（94 個体，30.0 ± 5.2 mm）を目相 2 mm のナイロンネットに収容し，そのまま表層に懸垂して斃死個体数を計数した。

赤潮海水が二枚貝の生残等に及ぼす影響　現場赤潮海水がカキに及ぼす影響を確認するために実験を行った。11 月 12 日に，Stn. 2. で採水した赤潮海水（2,500 cells ml^{-1}）を，75 μm のナイロンメッシュを用いて捕食生物などを除いた後，前述のように 10 μm のオムニポアフィルターを装着したろ過器で，*H. circularisquama* を重力下で濃縮した。この試水を一晩 22°C のインキュベーター中に静置した後，細胞密度を 11,200 cells ml^{-1} に調整した。この赤潮海水 200 ml 中に殻高 27.5 mm と 30.8 mm のマガキ 2 個体（赤潮非発生時に Stn. 1. 付近で採取し，所内濾過海水中で 1 ヶ月間維持していた天然個体）を収容して観察を行った。曝気は *H. circularisquama* の細胞を破壊するので行わなかった。25 時間後

に一度同じ濃度・容量の赤潮海水と交換した。

また，大きさ 2.3 ± 0.3 mm のムラサキイガイを，1 個体ずつ 12 穴のマイクロプレート（直径 23 mm）に収容し，前述の赤潮海水（10,000 cells ml^{-1} に調整）を 5 ml/個体ずつ加えて観察を行った（n = 20）。実験海水は毎日同様の細胞密度に調整したものと交換し，4 日目まで実験を実施した。

11 月 10 日に Stn. 1. で赤潮海水（730 cells ml^{-1}）を採水し，マガキ（殻高 22.9 ± 2.6 mm, n = 3）とムラサキイガイ（殻高 10.9 ± 0.5 mm, n = 5）を用いてヘテロカプサが二枚貝の濾水量に及ぼす影響を調べるための実験を行った。方法は Matsuyama and Uchida（1997）に従った。対照区の貝の濾水量は二枚貝に無害な渦鞭毛藻 *Heterocapsa triquetra* を，濾過海水に対して1,000 cells ml^{-1} の濃度になるように接種して測定した。また，赤潮海水の濾過液の影響を調べるため，グラスファイバーフィルター（GF/F, Whatman 社製，孔径 ca. 0.7 μm）で濾過した現場海水に *H. triquetra* を同様の濃度になるよう接種して濾水量を測定した。

赤潮海水中の麻痺性および下痢性貝毒の有無を調べるため，11 月 21 日に Stn. 3 において採水した表層海水をガラスフィルターで濾過後，HPLC に供して分析を行った。フィルターは分析まで –20°C 以下で凍結保存した。

赤潮の発生，貝の斃死状況等に関する関係各漁業の組合員などからの聞き取り調査資料も参考にして，各データの解析を行った。

結　　果

1. *H. circularisquama* 赤潮の発生と環境

H. circularisquama 赤潮の推移　広島湾で最初に *H. circularisquama* の遊泳細胞が確認されたのは 1995年 9 月 2 日，Stn. 1（丸石地先）の表層水中においてであり，細胞密度は 2 cells ml^{-1} であった（図 3）。しかし，翌日および一週間後に同地点を観察したが遊泳細胞は検出されなかった。その後広島県水産試験場の調査により，10 月 5 日に湾奥部宇品地先で 70 cells ml^{-1} の細胞が検出された。さらに，11 月 9 日に再び大野瀬戸で 314 cells ml^{-1} の値が計数され，その後大野瀬戸を中心に細胞密度が増加し，11 月 10 – 12 日頃にかけて湾全域で赤潮を形成した（図 4）。赤潮のピークは 11 月 12 – 14 日頃で，この期間の細胞密度は Stn. 1 においては 1,600 – 2,100 cells ml^{-1} の範囲にあった。13 日に Stn. 1 以外の大野

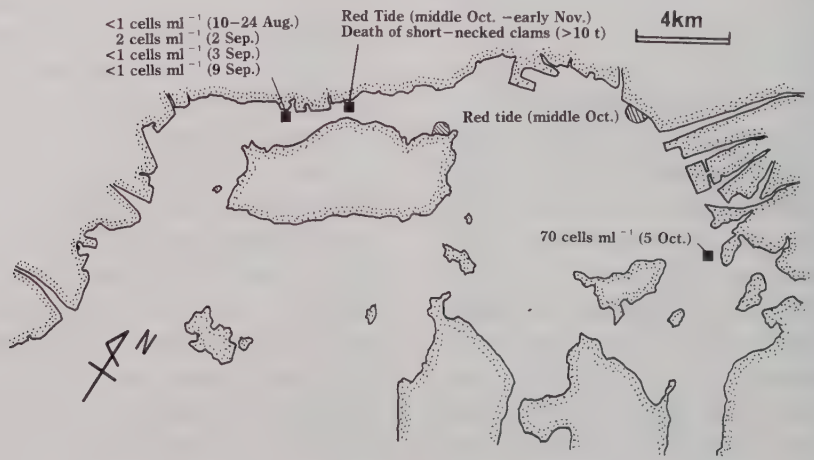


Fig. 3. Records of densities of *Heterocapsa circularisquama* and site of occurrence of high densities of this species before the occurrence of the large scale red tide in Ohno Strait.

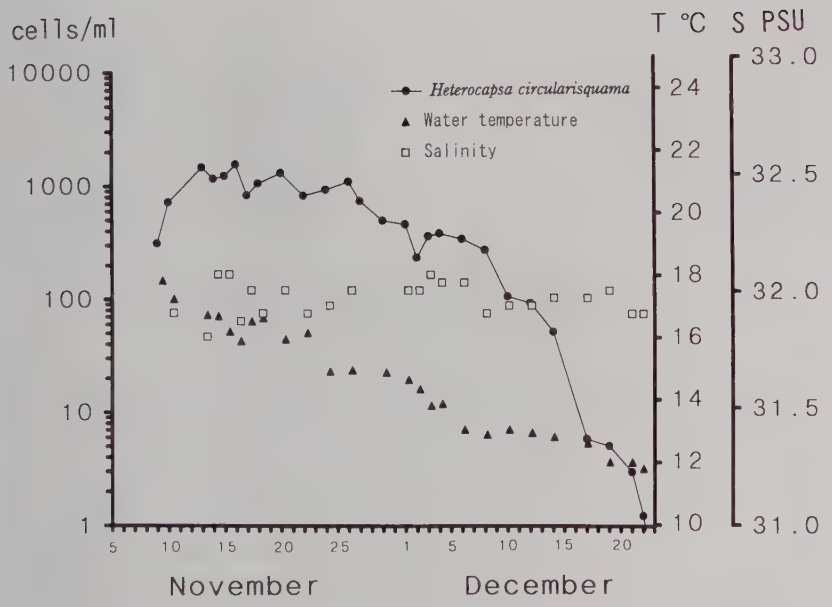


Fig. 4. Changes in the mean water temperature, mean salinity, and mean cell density of *Heterocapsa circularisquama* in the water column at Stn. 1.

瀬戸中心域で行った調査では，1,300 – 6,725 cells ml^{-1} の範囲にあった（図 5）。

Stn. 3.（玖波地先）においては，11 月 20 日の表層で 9,000 cells ml^{-1} の細胞密度が記録された。これは今回の赤潮で最も高い細胞密度であった。大野瀬戸の中でも，玖波地先から丸石地先にかけての沿岸部では特に細胞密度が高かったように思われた（図 5）。*H. circularisquama* による赤潮はおよそ 2 週間継続した後，12 月 7 日頃から徐々に細胞密度は減少した。最後に遊泳細胞を確認したのは，12 月 27 日で，この時の細胞密度は 0.0105 cells ml^{-1} であった。

本種の天然群集内には，分裂中の細胞が 1.3 – 12.5% の範囲で観察された（採水は 9 – 16 時にかけて実施）。最後に分裂中の細胞を観察したのは 12 月 22 日で，この時の分裂細胞の割合は 2.9% であった。12 月 1 日に採水した表層試料を，一晩現場とほぼ同じ 15°C のインキュベーター中に静置して増殖速度を測定したところ，1 日目は 0.26 division d^{-1}，2 日目は 0.16 division d^{-1} を示した（表 1）。

H. circularisquama の水平・鉛直分布　本種による海面の着色は，午前中から昼下がりにかけて顕著であり，夕方以降は 0 m での細胞密度が減少するようであった。また，海水の着色は細胞密度が 700 cells ml^{-1} 以上で認められた。2,000 cells ml^{-1} を越えると鉄サビあるいはココアのような濃厚な赤褐色を呈していた。

本種の遊泳細胞は，全体的に 0 – 2 m 付近に多数分布していた（図 6）。

図 5 に，赤潮期間中の *H. circularisquama* の水平分布（水柱平均密度）の調査結果を示した。前述のとおり，本種の赤潮は大野瀬戸の中心部で高く，その中でも玖波地先から丸石地先にかけて最も高密度であった。細胞密度は大野瀬戸の両端に行くにつれ，急激に減少していた。

気象・海象　広島地方は 1994年から 1995年にかけて降水量の低い状態が続いた。1995年は 5 月と 7 月に平年を越える降雨があったものの，ほとんどの期間で平年を下回っていた（図 7）。赤潮発生前の 8 月と 9 月の降水量は，それぞれ平年の 36% および 65% と極端に低かった。

水温・塩分・栄養塩等　赤潮が発生した期間の

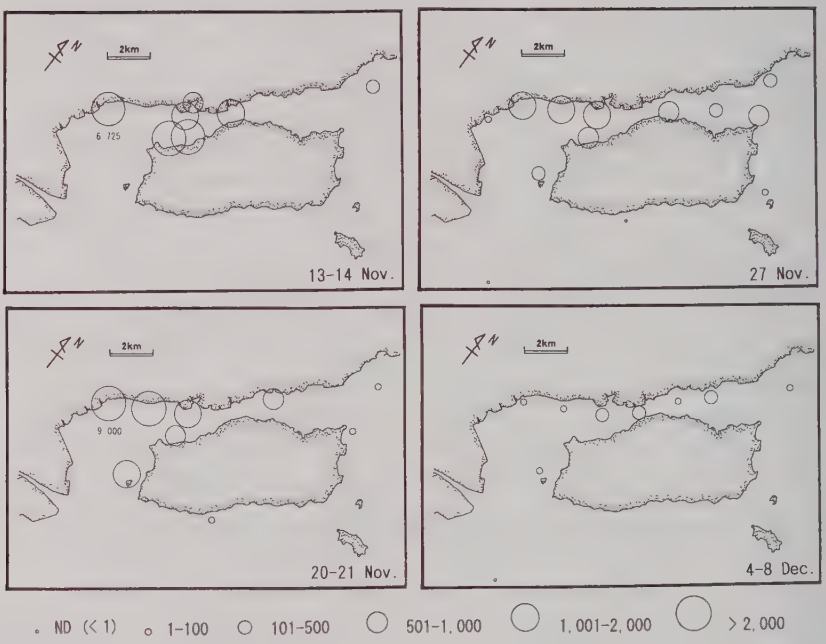


Fig. 5. Changes in the horizontal distribution of the mean *Heterocapsa circularisquama* cell density (cells ml^{-1}) in the water column during the red tide period in Ohno Strait.

Table 1. Changes of DIN, DIP, and Si concentrations (μM) during the incubation of *Heterocapsa circularisquama* cells at 15°C, and photoperiod of 12L : 12D

Days	NO_3	NO_2	NH_4	DIN	PO_4	Si	N/P	Si/P	cells ml^{-1}	div. d^{-1}*
0	5.2	2.0	5.0	12.1	0.14	14.3	87	102	725	–
1	3.9	1.4	1.0	6.4	0.03	10.9	200	341	870	0.26
2	0.7	0.8	1.4	2.9	0.02	6.3	147	318	960	0.14

* div. d^{-1}: $(\log C_t - \log C_0)/(\log 2 \cdot t)$

水温は 14.7 – 17.8°C の範囲にあった（図 4）。発生初期から盛期にかけての水温は，本種が多く分布していた 0 – 2 m 層で 15.7 – 17.8°C の範囲にあった。また，細胞密度が下降を始めた時の水温は 12 – 15°C の範囲にあった。分裂中の細胞を最後に確認したとき，および遊泳細胞を最後に確認した時のそれぞれの水温は，11.8°C および 11.3°C であった。

塩分は赤潮発生期間中 31.7 – 32.2‰ の範囲にあって大きな変動を示さなかった（図 4）。赤潮発生期間中は，降水量が少なかったため例年に比べ湾全体が高塩分化していたものと考えられる。

赤潮期間中，Stn. 1 の海水試料中の栄養塩濃度を測定した結果を表 2 に示す。DIN が 7.8 – 12.1 μM，DIP が 0.09 – 0.14 μM，Si が 14.3 – 17.1 μM の範囲にあった。DIN の濃度に比較して DIP の濃度が極めて低く，DIN/DIP が 68 – 121 と高くなっていた。このように，本種の赤潮はリンの濃度が低い状態であったにも拘わらず，継続的に発生していた。

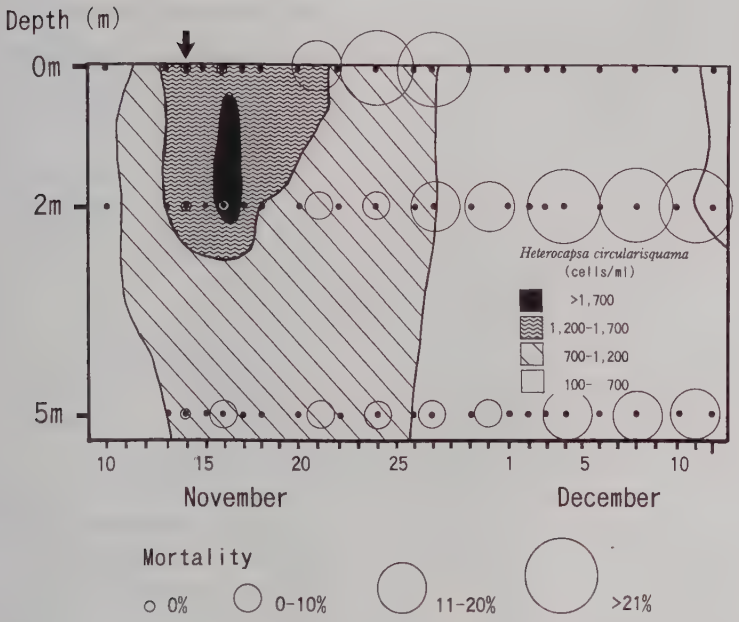


Fig. 6. Changes in the vertical distribution of *Heterocapsa circularisquama* cell density, and concurrent mortality of adult oysters at Stn. 1. Arrow denotes the start of the suspension of oysters in the water column on November 14.

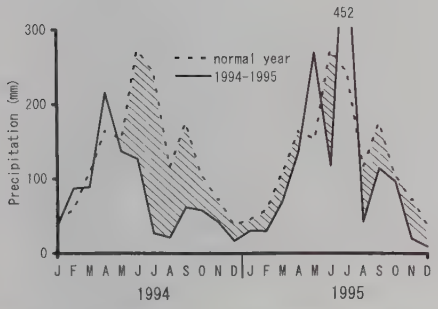


Fig. 7. Precipitation (mm) in Hiroshima City from 1994 to 1995.
Date for the 'normal year' curve is an average of the 1961–1989 levels.

他種プランクトン　*H. circularisquama* 赤潮期間中珪藻類の密度は多くても 100 – 200 cells ml^{-1} で，ほとんど計数値はそれ以下であった（表 3）。図 8 に五日市および廿日市地先におけるプランクトン沈殿量の推移を示す。9 月から 10 月までは高い値の沈殿量が観察されており，この時期は珪藻群が増殖していたものと考えられる。しかし，10 月後半からその量は著しく減少し，珪藻を中心としたプランクトン現存量が大きく減少したことが伺える。

補食生物については，赤潮の期間を通じて従属栄養鞭毛藻である *Gyrodinium* spp. もしくは *Oxyrrhis marina* が最高で数 10 cells ml^{-1} 程度観察されたものの，それ以上の増殖はなく，また，*H. circularisquama* の細胞密度の増減との相関は見られなかった。また，繊毛虫類は赤潮期間中ほとんど観察されなかった。

2. *H. circularisquama* 赤潮による漁業被害と二枚貝への影響

被害額と被害生物　今回の赤潮は，大野瀬戸付近で養殖されているマガキやアサリに大きな漁業被害を及ぼし，被害額は累計で 3 億 2500 万円にも及んだ（水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 1996）。二枚貝以外の付着生物，例えばホヤやフ

Table 2. Concentrations of DIN, DIP, Si (μM), and *Heterocapsa circularisquama* cell density (cells ml^{-1}) at St. 1

Date	Depth (m)	NO_3	NO_2	NH_4	DIN	PO_4	Si	DIN/DIP	Si/P	cells ml^{-1}
16 Nov., 1995	0	3.8	1.4	6.2	11.4	0.09	14.8	121	157	1,613
20 Nov., 1995	0	4.2	1.5	4.1	9.8	0.13	17.1	75	131	1,579
20 Nov., 1995	2	4.0	1.5	2.8	8.3	0.11	16.7	76	153	1,057
20 Nov., 1995	5	3.8	1.7	2.2	7.8	0.11	16.6	68	146	1,377
1 Dec., 1995	0	5.2	2.0	5.0	12.1	0.14	14.3	87	102	725

Table 3. Cell densities of phytoplankton collected on 24 November. Sample was directly used for measurement of clearance rate of mussel

	cells ml^{-1}	%
Skeletonema costatum	91	7.5
Nitzschia spp.	2	0.2
Eucampia zodiacus	8	0.7
Thalassiosira spp.	15	1.2
Thalassionema sp.	29	2.4
Leptocylindrus danicus	1	0.1
Pleurosigma sp.	5	0.4
Prorocentrum triestinum	2	0.2
Cryptomonas sp.	90	7.4
Heterocapsa circularisquama	975	80.0

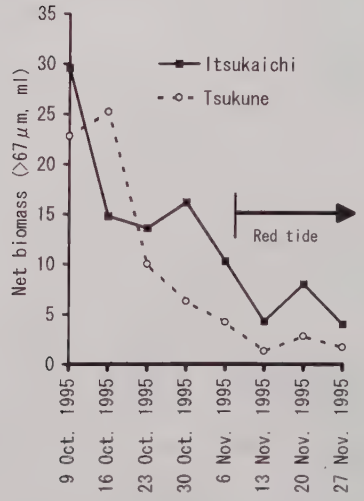


Fig. 8. Change in the net biomass (ml) in the water column (10 m) collected on a 67 μm mesh plankton net. Sampling sites are given in Fig. 1.

ジツボなどに斃死は全く認められなかった。この時期に盛んなナマコ漁にも，特に異常は認められなかった。また，天然魚の斃死や逃避行動は観察されなかった。

マガキおよびムラサキイガイのの斃死率推移

Stn. 1 における赤潮海水中のマガキ *Crassostrea gigas* の懸垂試験の結果，11 月 14 日から 12 月 15 日までの累計斃死率は，水深 0 m 層で 30.0%（11 月 27 日まで，それ以後は試験貝が紛失した），2 m 層で 36.7%，5 m 層で 20.0%，そして 8 m 層で 6.7% で，各層の平均では 19% であった（表 4）。このように，斃死率は *H. circularisquama* の細胞密度が高く推移した 0 – 2 m 層で顕著であった。この期間の *H. circularisquama* の細胞密度は，各層平均で 239–1,588 cells ml^{-1}，水温は 15 – 17°C の範囲にあった。一方で，赤潮がほぼ終息した 12 月 15 日から，翌年（1996年）の 4 月 25 日までの累計斃死率は，各層とも 3.3% に留まっていた（表 4）。*H. circularisquama* がほとんど観察されなかった Stn. 4 では，11 月 14 日から 11 月 30 日までの累計斃死率は，0 m 層で 6.7%，5 m 層および 8 m では 0% で，全層の平均値は 3% に留まっていた。

Stn. 1 における顕著な斃死は 11 月 21 日頃から観察されていた（図 6）。また，Stn. 1 付近の天然マガキの場合，斃死は 11 月 19 日まではほとんど認められなかったが，21 日頃から急に斃死個体が目立つようになった。今回の赤潮で斃死したと思われる天然マガキの個体を計数した結果，斃死率は 11 月 30 日の段階で約 30% であった（表層付近のみ観察）。

Table 4. Comparison of mortalities (%) of 1 year old oysters*1 between the red tide and a non-red tide area

Mortality at St. 1 (red tide area)		
Depth (m)	14 Nov. – 15 Dec. (31 days)*2	15 Dec. – 25 Apr. (132 days)*3
0	(> 30.0)*4	–*3
2	36.7	3.3
5	20.0	3.3
8	13.3	3.3
Mortality at St. 4 (non-red tide area)		
Depth (m)	16 Nov. – 15 Dec. (25 days)*2	15 Dec. – 25 Apr. (136 days)*3
0	9.1	0
2	4.6	0
5	0	0
8	0	0

*1 The oysters used in this study was maintained near the St. 1. until 14 Nov.

*2 Red tide period

*3 Non-Red tide period

Oysters were consistently suspended at the same depth from the red tide period

*4 Caged oysters suspended at 0 m were lost

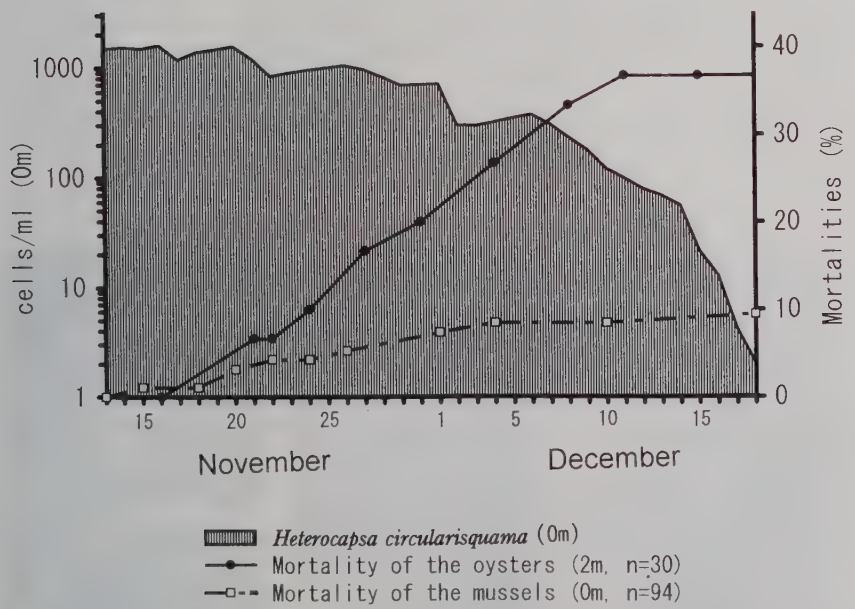


Fig. 9. Changes of *Heterocapsa circularisquama* cell density, and concurrent mortalities of adult oyster and mussel at Stn. 1.

Stn. 1 におけるムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* の場合，0 m 層での累計斃死率は 9.5% であった（図 9）。これはマガキに比べかなり低い値である。その他ロープ等に付着している天然個体にも，マガキ程の目立った斃死は観察されなかった。

玖波漁港内での斃死貝の観察等 Stn. 1. から南西方向に約 5 km 離れた大竹市玖波町の玖波漁港（Stn. 3）は，赤潮期間中 *H. circularisquama* が 3,500 – 9,000 cells ml^{-1} と最も高い細胞密度で確認された海域であり，11 月 21 日に漁港内の斃死貝の状況について観察を行った。なお，この時も漁港内は濃厚な赤潮状態で，表層水を計数した結果，3,700 cells ml^{-1} の *H. circularisquama* が認められた。ロープやフロート壁面に付着している天然マガキやムラサキイガイはかなり被害を受けていた（図 10）。斃死貝は腐敗臭がひどく，外套膜と閉殻筋を若干残したものから，まだ軟体部がほとんど残っているものまで様々であった。マガキは 90% 以上の斃死，ムラサキイガイでは 30% 程度の斃死であった。水面近くの個体の斃死率が少なかったが，これは干潮時に水面上に露出するため，高濃度の赤潮海水に暴露されている期間が短かったためと思われる。

マガキとムラサキイガイの斃死実験 11 月 12 日に，Stn. 2 で採水した赤潮海水を濃縮し，これを用いてマガキの斃死実験を行った結果を表 5 に示した。赤潮海水（11,200 cells ml^{-1}）に収容されたマガキは，異物が混入した時に，それらを排除しようとして繰り返す開閉運動（clapping）をすぐに開始した。閉殻する瞬間に殻内から水流が吹き出すが，この中にヒモ状のミューカスが含まれ，少ないながらその中に *H. circularisquama* の細胞も包み込まれていた。clapping は実験開始直後に 5 – 10 回/分程度の頻度であるが，徐々に回数は減少しながらも 10 時間以上続いた。実験に供した 2 個体とも 25 時間後までは閉殻の状態になり，その後麻痺状態（大きく開殻したままの状態で，外套膜などをピンセットで強く刺激するとゆっくりと殻を閉じ始める状態）に陥り，それぞれ 48 時間および 60 時間後に完全に斃死した。斃死したマガキは外套膜周辺部が大きく収縮していた。斃死実験中に *H. circularisquama* の細胞数は減少することはなかったので，ほとんどマガキに摂取されなかったと考えられる。

一方，ムラサキイガイ稚貝の場合，現場の赤潮海水を濃縮して *H. circularisquama* の細胞密度が 10,000 cells ml^{-1} になるよう調整した海水で実験を行った。その結果，*H. circularisquama* を暴露されたムラサキイガイは，糸足の形成が阻害され（表 6），3 日後に 55%，4 日後に 85% の個体が斃死した（図 11）。

Fig. 10. Photographs of dead bivalves due to *Heterocapsa circularisquama* red tide. **a**. dead natural oysters (death/total = 9/12). **b**. dead natural mussels (death/total = 12/22). Several dead individuals remained their mantle and adductor muscle. **c**. dead natural oysters which might be killed within a few day, showing notable mantle contraction.

Table 5. Effect of red tide seawater of *Heterocapsa circularisquama* (11, 200 cells ml^{-1}) on the survival of the 1 year old oysters

	shell height	
Time (h)	27.5 mm	30.8 mm
1	clapping	clapping
12	valve closure	valve closure
24	paralysis	valve closure
48	death	paralysis
60	–	death

Water temperature was 20°C. Aeration was not conducted. *H. circularisquama* medium was replenished once at 25 h.

Table 6. Effect of *Heterocapsa circularisquama* red tide (10,000 cells ml^{-1}) on the byssus production*[1] rate of mussel. Observations were conducted at 12 h

	Byssus production rate*
Filtered Seawater	90%
Red tide Seawater	60%

* individuals which produced ≧ 2 byssus were counted (n = 20).

マガキおよびムラサキイガイの濾水量に及ぼす赤潮海水の影響　11 月 10 日に採水した *H. circularisquama* の赤潮海水（730 cells ml^{-1}）を用いてマガキおよびムラサキイガイの濾水量を測定したところ，それぞれ対照区の 1.5% および 8.8% まで減少することが判明した。ただし，グラスフィルターで濾過した赤潮海水濾液には毒性が全く認められなかった。ムラサキイガイで調べた結果，50 cells ml^{-1} では対照区の 1/2 になった（図 12）。

二枚貝毒化の可能性　広島県が赤潮発生海域から採取したマガキやアサリの毒性を検査した結果，貝毒は検出されなかった。また，11 月 21 日に玖波漁港内で採水した赤潮海水から得た藻体を，HPLC で分析した結果，麻痺性貝毒成分も下痢性貝毒成分成分も検出されなかった（坂本，私信）。

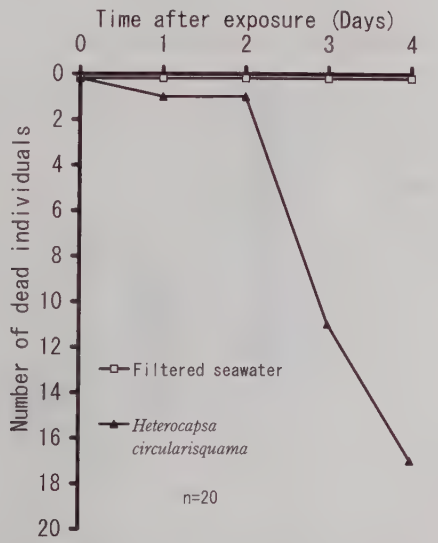


Fig. 11. Changes in mortality of juvenile mussels exposed to 10,000 cells ml^{-1} of natural *Heterocapsa circularisquama* cells. A seawater sample (3,200 cells ml^{-1} of *H. circularisquama*) was collected at Stn. 2 on 14 November and concentrated on a filter (10 μm) to an approximate four-fold concentration. Each individual mussel was placed in a vessel separately containing 5 ml of *H. circularisquama* culture (ca. 10,000 cells ml^{-1}). The assay medium was replaced with a fresh algal suspension every day. The exposure experiment was conducted at 22 ± 1°C in the dark.

考　　察

1. *H. circularisquama* 赤潮の発生と環境

広島湾における *H. circularisquama* の推移　著者らは9月上旬の段階で本種の遊泳細胞を確認した。しかし，その後一旦遊泳細胞が検出されなくなったこと，本種の赤潮発生が頻発する夏季（松山他 1995）を過ぎ本格的な水温下降期に入っていたことから，大野瀬戸では 9 月下旬から 10 月下旬までプランクトンの観察を実施しなかった。11 月 9 日に再検出した段階では既に細胞密度は 300 cells ml^{-1} を越えていたので，本種は非観察期間に増殖し始めたと推察される。

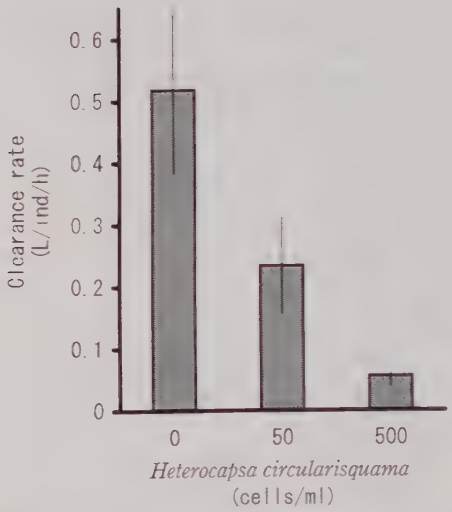


Fig. 12. The mean clearance rate of mussels exposed to natural cells of *Heterocapsa circularisquama*. Vertical bars denote the standard deviation. Seawater sample (975 cells ml^{-1} of *H. circularisquama*) was collected at Stn. 1 on 24 November. and used immediately for the assay. For the clearance rate measurement, the non-toxic algae, *Heterocapsa triquetra* was added to the assay media at a concentration of 700 cells ml^{-1}.

複数の漁業者らの報告によれば，10月中旬から11月上旬にかけて大野町上の浜地先（図2参照）において濃密な赤潮が観察されている。この時隣接する漁場で養殖されていたアサリが累計で10 t以上斃死している（浜毛保漁業協同組合浜崎富彦氏，私信）。さらに，10月半ばに宇品地先より西へ数キロの地点にある広島市五日市地先でも，同じ時期に濃厚な赤潮を観察したという報告がある（広島市漁業協同組合員，私信）。これらいずれの赤潮も，詳細なプランクトン同定が行われていないので，*H. circularisquama* が存在したかどうかは確認できない。しかし，その赤潮によりアサリが大量に斃死したことは，*H. circularisquama* の存在を強く示唆している。また，五日市地先の赤潮の場合，その数 km 離れた所では実際に *H. circularisquama* が検出されているので，このいずれの場合も，*H. circularisquama* が原因生物であった可能性は十分にあると考えられる。従って，9月上旬から低密度ながら遊泳していた *H. circularisquama* が，10月半ば以降湾奥部から西部にかけて局地的な赤潮を形成し，その後11月に入って大野瀬戸全域で本格的に増殖して大規模な赤潮を形成したものと考えられる。

本種の赤潮は，これまで太平洋沿岸，および九州西岸の外海に面した内湾で発生しており，瀬戸内海で発生したのは本例が最初である。本種がいつの段階でどのようにして，瀬戸内海に分布するようになったのか明らかでないが，小豆島の内海湾で，1993年2月に本種の遊泳細胞が2 cells ml^{-1} 観察されている（内田・松山，未発表）。こうした事実から，本種は遊泳細胞の状態で，既に1993年2月の時点で瀬戸内海東部に分布していたことになる。瀬戸内海は非常に閉鎖的な構造を有しているものの，海水はおよそ1年程度で外海の水と交換すると言われる（上島他 1985）。瀬戸内海に隣接する太平洋沿岸では，既に1988－1992にかけて *H. circularisquama* の赤潮が頻発していた（松山他 1995）。従って，そうした場所で大量に増殖した遊泳細胞が逸散して潮流により運ばれ，徐々に瀬戸内海に侵入した可能性は十分に考えられる。こうして運ばれた遊泳細胞が，今回広島湾で発生した赤潮のシードポピュレーションになった可能性が考えられる。

一方，貝毒原因生物の *Alexandrium* 属では，シスト（休眠胞子）などが貝などの移送に伴って移動することが指摘されている（古畑他 1996）。*H. circularisquama* についても，今後二枚貝を媒体とした移送の可能性があるのかどうか検討する必要がある。

H. circularisquama の水平・鉛直分布 今回の本種による赤潮発生時期には上層から下層にかけて水温および塩分の値が一様であったので，海水は鉛直方向に良く混合されていたと考えられる。それにも拘わらず *H. circularisquama* の遊泳細胞は常に表層を中心に分布していた。英虞湾の場合，秋季赤潮は今回と同様水深1－2 m付近を中心に多く分布していた（松山他 1995）。一方，本種が夏季に増殖する場合，高い細胞密

度は 5 m 以深の中底層に多く観察されている（松山他 1995）。赤潮鞭毛藻の鉛直分布に影響を及ぼす物理化学的な環境としては，照度，水温，海水の鉛直安定度などが考えられる。*Gymnodinium mikimotoi* の場合，赤潮盛期に日周鉛直移動を行うことが既に明らかになっているが（Honjo et al. 1989, Koizumi et al. 1996），一方で *G. mikimotoi* の遊泳細胞は，晴天時には中層で，また曇天時には表層に多く分布することも観察されている（山口 1994）。培養による観察においても，*H. circularisquama* は走光性を示すことを確認している（松山，未発表）ことから，本種の鉛直分布には照度が強く影響していることが考えられる。

広島湾の海水は，潮汐流により主に湾の南東部から湾外水と交換して行く。広島湾の北西部に位置する大野瀬戸は，湾南東部から見て最も湾奥部にあり，湾外水の侵入が緩やかである。さらに，南東方向を厳島に遮られているため，他の海域と比較して海水交換が最も低くなっている（中国工業技術試験所 1986）。後述のように，今回の赤潮は本種が増殖できる下限に近い水温で発生しており，増殖速度はそれほど早くなかったと思われる。しかし，大野瀬戸は他の海域に比べ海水交換が著しく悪いため，緩慢ながら増殖した *H. circularisquama* の細胞が瀬戸内部に停滞し続けたものと推察された。*G. mikimotoi* についても，増殖至適水温は 25°C 付近である（山口 1989）にも拘わらず，まれに 10 – 12°C といった冬季に赤潮を形成することがある（寺田他 1987，Honjo 1990）。この原因は，冬季に海水交換が著しく悪くなるのが原因であると考えられている（本城 1991，杜多他 1996）。

気象　本種の大規模な発生には台風などによる鉛直混合が強く影響することが知られている（松山他 1995，Matsuyama et al. 1996）。この場合，海水が撹拌されることで，底層の海水や底泥中に多く含まれる栄養塩類や増殖促進物質が表層へ供給されるので，それを利用して本種が盛んに増殖するのではないかと考えられている（Matsuyama et al. 1996）。今回の赤潮の場合，発生前に台風等による撹拌は起きていない。しかしながら，水温下降期に入っていたため，海水は上下方向に良く混合されている状態であった。また，広島地方は 1994年から 1995年にかけて降水量が平年より著しく低い状態が続いたため，河川からもたらされる淡水の量がかなり少なかったと推察される。

水温　博多湾において，本種の赤潮は，水温が 27.7 – 28.0°C の時に発生している（田中・山本 1990）。また，英虞湾における赤潮は主に，23.8 – 31.6°C の範囲で発生する（Matsuyama et al. 1996）。従って，今回の赤潮はそれらに比較すると 10°C 以上低い水温で発生している。また，英虞湾では 1992年の秋季に赤潮を形成しているが，この時の水温は 16.9 – 22.2°C と，今回広島湾で発生した水温に比較的近い。しかしながら，今回広島湾で発生した本種の赤潮は，過去の発生例の中でも最も低い水温で発生しており，極めて特徴的な事例であった。

山口（1995）が英虞湾産の *H. circularisquama* 培養株を用いて調べた結果によれば，本種の最大増殖速度を示す水温は 30°C であり，10°C ではほとんど増殖できなかった。従って，今回の赤潮は増殖可能水温の下限近くで発生したことになる。本種の増殖速度は室内実験において最大で 1.3 division day^{-1}（山口 1995）であるが，夏季の赤潮現場でもこれに近い増殖速度を示すことがある（松山他 1995）。今回，*H. circularisquama* が増殖して赤潮を形成しつつある初期の増殖速度は不明であるが，12 月 1 日の試料の場合は 0.26 division day^{-1} であった。これは，本種の最大増殖速度の，1/5 – 1/4 とかなり低い値であった。

また今回の調査の結果で，本種天然個体群の増加は 15°C を下回るとほとんど停止することが推察された。1992年秋季に三重県の英虞湾で発生した本種の赤潮の場合も，水温が 15 – 16°C を下回ると細胞密度が急激に低下した（松山他 1995）。従って，*H. circularisquama* 赤潮は少なくとも今までの例では，水温が 15°C 以上で発生すると考えられる。しかし，水温が 11.8°C を記録した 12 月 22 日の試料中にも、分裂中の細胞が全体の 2.9% 認められた。また，今回の赤潮海水

を10℃のインキュベータ中に静置すると，ほとんどの細胞が球形化してしまうものの，少なくとも1週間後までは低い割合ながら遊泳細胞が存在することを確認した。従って，本種の分裂が完全に停止する水温あるいは生存が不可能な水温はさらに低いものと推察された。生残が可能な水温下限を確認することは，本種の遊泳細胞で越冬できる水温がどの程度であるのか，あるいは北方海域へどこまで分布可能なのかなどの重要な判断基準となるので，今後さらに詳細に調べる必要がある。

塩分　博多湾において，*H. circularisquama* による赤潮は，塩分が32.6－32.83‰の時に発生している（田中・山本 1990）。また，英虞湾における本種の赤潮は，30.5－34.1‰の範囲で発生することが明らかにされている（Matsuyama et al. 1996）。今回の広島湾における *H. circularisquama* 赤潮も，31.7－32.2‰の範囲で発生しており，過去の発生時の塩分に近かった。

山口（1995）によれば，本種の増殖は塩分30‰以上で良好で，それより低くなると悪くなる。広島湾は太田川の影響を受け，表層で塩分が30‰を下回ることも珍しくないが，1995年の広島湾西部海域では高塩分状態が続き本種の大量発生を助長する一因になったものと推察される。

栄養塩　*H. circularisquama* の赤潮期間中，DINは10 μM 前後存在しており，比較的高い値であった。しかし，DIPの濃度はDINに比較すると極端に少なく，DIN/DIPは60を越えていた。本湾におけるリンの動態には，太田川の河川水量が深く関与している（田中 1995）。1995年の降水量は，例年に比較して極端に少なかったため，太田川等陸水からもたらされるリンの量も低かったと推察される。

本種のDIPの最小細胞含量はこれまで知られている赤潮生物の中でも比較的小さい（山口 1996）。このことは，他の赤潮生物と比較して，リンの濃度が少なくてもある程度増殖できることを意味している。また，DIP以外に溶存態有機リン（DOP）も利用できることが明らかになっている（山口 1996）。本赤潮が低DIP濃度下で増殖し，長期間赤潮を形成した背景には，このような生理学的な特性があるものと考えられる。

H. circularisquama と競合生物・捕食生物との関係　*H. circularisquama* 赤潮発生期の植物プランクトン相で最も特徴的なことは，珪藻群の細胞密度が低かったことである。広島湾の沿岸部における珪藻の秋季ブルームは9月頃発生し，10月以降になると徐々に現存量が減少し始める（山口 1995）。1995年の場合，ネットプランクトンの現存量から推察すると，珪藻等の秋季ブルームは10月中旬以降急激に衰退してしまったことが推察される。珪藻類が急激に衰退した原因は不明であるが，降水量が少なかったため，河川からの栄養塩，特にDIPの補給が極端に少なかったことが影響していたものと推察される。他の赤潮鞭毛藻においても，競合生物である珪藻の現存量が減少した後に，急激な増殖が起こることが知られている（Kondo et al. 1990）。

Uchida et al.（1996）によれば，珪藻と一緒に培養された *H. circularisquama* は，細胞が球形化してその増殖が著しく抑制される。また，英虞湾における4年間の観測結果においても，*H. circularisquama* と珪藻の出現密度との間には明瞭な逆相関が認められる（三重県水産技術センター小林智彦氏，私信）。このように，本種赤潮の発生には，水温，塩分，栄養塩といった物理化学的な要因とともに，競合生物としての珪藻の動態も関連性があるように考えられる。1996年秋季の広島湾西部では，珪藻群が衰退した後に，低DIP濃度下でも増殖可能な *H. circularisquama* が優占し，赤潮を形成したものと考えられる。

本種を摂食する生物としては，動物プランクトン，繊毛虫類，従属栄養鞭毛藻などが考えられるが，いずれの現存量とも赤潮期間中は少なかった。本種の赤潮が長期間持続し，しかもゆるやかに減少に転じたのは，こうした捕食生物の摂食圧の低かったことも影響しているものと考えられる。

2. *H. circularisquama* 赤潮による漁業被害と二枚貝への影響

マガキおよびムラサキイガイの斃死実験　*H. circularisquama* に暴露されたマガキの場合，clapping や外套膜の収縮を引き起こしながら，60時間以内に斃死した。これらの結果は，英虞湾で発生した *H. circularisquama* 赤潮時におけるアコヤガイの観察事例とよく一致する（Matsuyama et al. 1996）。ムラサキイガイの場合，Stn. 1（1,000 – 3,000 cells ml^{-1}）での斃死率は 9.5% と低かったものの，細胞密度が 3,500 – 9,000 cells ml^{-1} と比較的高く推移した Stn. 3 での斃死率は 30% に及んでいた（天然個体の観察結果）。さらに室内実験（10,000 cells ml^{-1}）では 4 日間で 85% もの個体が斃死した。室内実験に供した個体は小型の稚貝であること，また，斃死実験時の温度が 22℃ と現場よりかなり高かったことから，赤潮現場で得られた結果と同一に論じることはできない。しかし，Stn. 1 で得られたムラサキイガイの低い斃死率は，*H. circularisquama* の細胞密度が急激な斃死を引き起こす細胞密度にまで至っていなかったためであろうと考えられる。

英虞湾における観察においても，*H. circularisquama* 細胞密度が 1,000 – 2,000 cells ml^{-1} ではアコヤガイの顕著な斃死は起こらないが，4,000 – 6,000 cells ml^{-1} に至ると急激な斃死が観察されている（Matsuyama et al. 1996）。同様の結果は培養株を用いた室内実験でも確認されている（Nagai et al. 1996）。今回の広島湾における赤潮の場合，Stn. 3 を除けば，細胞密度は 1,000 – 3,000 cells ml^{-1} の範囲で推移しており，大部分の海域では 4,000 cells ml^{-1} を越えることはなかった。こうしたことから，ムラサキイガイの顕著な斃死は，アコヤガイと同様に，*H. circularisquama* の細胞密度が 4,000 – 6,000 cells ml^{-1} で始まると考えられる。

なお，マガキは Stn. 1 および Stn. 3 のいずれの地点においても，ムラサキイガイを大きく上回る斃死率を記録した。この結果から，マガキはアコヤガイやムラサキイガイと比べてより低密度の *H. circularisquama* で斃死すると言える。今回の結果から推察すると，*H. circularisquama* の細胞密度が 1000 – 3000 cells ml^{-1} でマガキの顕著な斃死が始まると推察された。今後室内実験で二枚貝の斃死と *H. circularisquama* 細胞密度との関係を確認して行く必要がある。

なお，赤潮期間中，溶存酸素の測定は行わなかったが，二枚貝以外のベントス群集に全く異常は認められなかったことなどを考慮すると，極端な貧酸素状態は発生していなかったものと推察された。

マガキおよびムラサキイガイの濾水量に及ぼす影響　*H. circularisquama* の細胞密度が 700 cells $m1^{-1}$ におけるマガキの濾水量は，対照区の 8% まで低下した。700 cells $m1^{-1}$ においても，clapping などの顕著な拒否反応が認められた。ムラサキイガイについても，濾水量は 11% まで低下した。培養株を使った実験によると，マガキは 20 cells ml^{-1} 以上の細胞密度で（松山，未発表），ムラサキイガイは 50 cells ml^{-1} の細胞密度で（Matsuayma et al. 1997）濾水量が有意に減少し始める。このように，*H. circularisquama* の場合，斃死が起こらない低密度であっても，濾水活動などを顕著に阻害する。従って，現場においても，濾水量の低下は 20 – 50 cells ml^{-1} 付近から始まると考えられる。濾水量の低下は摂餌能力や酸素の消費を著しく阻害するので，生理状態に悪影響を及ぼすことが考えられる。

こうした結果から推察すると，11 月中旬から下旬にかけて高密度の *H. circularisquama* 赤潮による斃死を免れたマガキやムラサキイガイでも，細胞密度が 20 – 50 cells ml^{-1} を下回るようになった 12 月中旬までは，餌料摂取や酸素の取り込みが十分に行われず，劣悪な生理状態に陥っていたものと考えられた。実際にカキなどの場合，赤潮終息後（12 月中旬以降）も斃死が引き続き継続したり，身入りが回復しない現象が見られた。

3. 広島湾における *H. circularisquama* 赤潮の発生機構及び対策

H. circularisquama の赤潮は，これまで（1996

年10月現在）確認されているだけで，全国で19回発生しているが，秋季（10月以降）に発生したのは，今回も含めて2回のみで，ほとんどが夏季の高水温期に発生している。室内実験では本種は高水温・高塩分で増殖が活発であり，水温が15°C以上，塩分が25‰以下になると増殖は急激に遅くなる（山口 1996）。このように本種赤潮の発生時期は，過去の発生状況および，増殖至適水温から判断して夏季の可能性が最も高い。

今回の場合，赤潮は*H. circularisquama*の増殖可能な水温の下限付近で発生した。水温が増殖できる下限域付近であっても，海水交換が著しく低い海域で，しかも塩分が高い状態が続き，また珪藻類など競合する植物プランクトンの密度が低い状態が続くと，本種がゆるやかながら増殖して赤潮を形成する可能性がある。1995年秋季の大野瀬戸の海況は，こうした条件が満たされていたものと考えられる。こうした状況を考慮すると，*H. circularisquama*の赤潮は夏季を中心に発生するものの，珪藻類の秋季ブルームが終わった直後の秋季でも，急激に増殖する可能性が高いと考えられる。

今後*H. circularisquama*が高水温期に出現した場合，その増殖速度は今回よりもかなり早くなると考えられる。従って，夏季に出現した場合は，大野瀬戸以外の海水交換が比較的良好な海域でも赤潮を形成する可能は十分に考えられる。従って，モニタリングや避難体制は，今回赤潮の発生が見られなかった他の広島湾海域でも広く確立すべきである。

本種の赤潮による漁業被害を防止するためには，その出現をできるだけ早い時期に察知し，対策を講じることが重要である。そのためにも*H. circularisquama*の細胞密度を低密度な状態からモニターする必要がある。本種は固定濃縮や遠沈濃縮によって形態変化を起こしたり，遊泳を停止させてしまうので，これらの濃縮法は用いることができない。本研究で用いた方法は，5 – 10 μm程度のポアサイズを持つフィルターによる自然濾過濃縮とその後の静置培養を組み合わせたものである。この方法を用いれば，藻体に対する物理的ダメージが最小に抑えられ，たとえ鎧版を失った個体であっても，ほとんどが一晩で元の遊泳細胞に回復した。

今回の*H. circularisquama*赤潮時に観察された細胞密度は，これまで他の海域で観察されたレベルに比べれば若干低かった。英虞湾での発生規模と比較すれば，今回の広島湾の赤潮は中規模程度の発生といえる。英虞湾においては，本種の細胞密度が5,000 – 10,000 cells ml^{-1}を越えることも珍しくなく，最高で87,420 cells ml^{-1}を記録したこともある（松山他 1995）。英虞湾と比較して赤潮の規模が小さかったにも拘わらず，今回漁業被害が大きくなったのは，赤潮が長期に及んだことが最大の原因であると考えられる。前述のように顕著な斃死が始まったのは赤潮発生から約10日間経過してからであった。今後本種の赤潮が引き続き発生するかどうかは全く不明であるが，二枚貝の斃死は*H. circularisquama*の細胞密度が増加するにつれ，指数対数的に増加する傾向にある（Nagai et al. 1996）。室内実験が示すとおり，10,000 cells ml^{-1}を越えるとマガキは2 – 3日間で100%近く斃死するものと考えられる。従って，もし今回の規模を上回る赤潮が発生するとなれば，斃死に至る期間はさらに短くなり，斃死率も急激に高くなると考えられる。

要　　約

1. *H. circularisquama*赤潮の発生規模

1995年11月から12月にかけて，広島湾で*H. circularisquama*の赤潮が発生した。本種の赤潮が瀬戸内海で発生したのはこれが初めてであった。この赤潮で，マガキやアサリに3億2500万円もの漁業被害が生じた。赤潮海域は大野瀬戸に限られたが，この原因はこの付近の海水交換が著しく低いためであると考えられた。また，本種遊泳細胞は主に水深0 – 2 mの表層を中心に分布していた。

2. 赤潮発生と海況の関連

*H. circularisquama*出現水温は11.3 – 17.8°C，赤潮時の水温は14.7 – 17.8°Cの範囲にあった。水温が15°Cを下回ると細胞密度は減少した。し

かし，分裂中の細胞は11.8℃においても観察された。降水量が少なかったため塩分は31.8－32.2の範囲と高めに推移していた。競合する珪藻類などの他種プランクトン，あるいは補食生物は赤潮期間中低い密度で推移した。

3. *H. circularisquama* 発生による二枚貝斃死の実態

赤潮期間中マガキで10－90%，ムラサキイガイで10－30%の斃死が観察された。漁港内など局地的に細胞密度が高かった海域を除けば，斃死率はマガキで10－30%，ムラサキイガイで約10%であった。*H. circularisquama* の細胞密度が高い海域や細胞の多い表層に近い所の個体ほど斃死率が高かった。また，10,000－11,200 cells ml^{-1} の *H. circularisquama* を用いて斃死実験を行った結果，マガキは2－3日間で，ムラサキイガイは4日間でほとんど斃死した。

謝　辞

本調査を行うにあたり，多大なご協力を戴いた広島県水産試験場の大内晟博士，赤繁悟博士および西井祥則氏，大野町役場の村上雅信氏をはじめとする各位，広島県農林事務所の各位，広島市水産振興協会の各位に心から感謝する。また，赤潮の発生状況や被害の状況について有益な情報を提供戴いた浜毛保漁業協同組合長の浜崎富彦氏をはじめ，大野町漁業協同組合，大野漁業協同組合，玖波漁業協同組合，広島市漁業協同組合，西能美漁業協同組合の組合員の各位にお礼を申し上げる。*H. circularisquama* の発生状況について，情報等の周知徹底にご協力戴いた広島県農政部の平本義春係長をはじめとする各位に厚く御礼を申し上げる。また，調査等で多大なご協力と情報提供を戴いた南西海区水産研究所資源増殖部の石岡宏子博士，薄浩則氏，濱口昌己博士，後藤幹夫氏の各位に感謝する。PSPとDSPの分析は，科学技術振興事業団特別研究員の坂本節子博士の尽力による。

文　献

Anderson, D. M., 1994: Red tide. *Scientific American*, **271**, 52–58.

Burkholder, J. M., E. D. Noga, C. H. Hobbs and H. B. Glasgow, Jr., 1992: New "phantom" dinoflagellate is the causative agent of major estuarine fish kills. *Nature*, **358**, 407–410.

古畑和哉・柿野純・深山義文・福与康夫，1996：チョウセンハマグリ殻内に混入した有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium* 属シストの簡便な除去方法について．日水誌，**62**, 813–814.

Hallegraeff, G. M., 1993: A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, **32**, 79–99.

Honjo, T.,S. Yamamoto, O. Nakamura and M. Yamaguchi,1990: Annual cycle of motile cells of *Gymnodinium nagasakiense* and ecological features during the period of red tide development. In "Toxic marine Phytoplankton" (ed. by E. Graneli, B. Sundstrom, L. Edler, and D.M. Anderson), Elsevier, New York, 168–170.

Honjo T., M. Yamaguchi, O. Nakamura, S. Yamamoto and A. Ouchi, 1991: A relationship between winter temperature and the timing of summer *Gymnodinium nagasakiense* red tides in Gokasyo Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1679–1682.

Honjo, T., 1994: The biology and prediction of representative red tides associated with fish kills in Japan. *Rev. Fish. Sci.*, **2**, 225–253.

Horiguchi, T., 1995: *Heterocapsa circularisquama* sp. nov. (Peridiniales, Dinophyceae): a new marine dinoflagellate causing mass mortality of bivalves in Japan. *Phycol. Res.*, **43**, 129–136.

広島地方気象台，1995：広島県気象月報．平成7年1月～12月.

今井一郎・山口峰生・板倉茂・長崎慶三・松山幸彦・内田卓志・神山孝史・板岡睦・玉井恭一・本城凡夫・吉田正雄・大塚弘之・萩平将，1994：珪藻類を用いた *Chattonella* 赤潮の生態学的制御技術の基礎の確立．有害赤潮の生態学的制御による被害防止技術の開発に関する研究報告書．153–165

Kondo, K., Y. Seike and Y. Date, 1990: Red tides in the brackish lake Nakanoumi (II) Relationships between the occurrence of *Prorocentrum minimum* red tide and environmental conditions. *Bull. Plankton. Soc. Japan*, **34**, 19–34.

松山幸彦・永井清仁・水口忠久・藤原正嗣・石村美佐・山口峰生・内田卓志・本城凡夫，1995：1992

年に英虞湾において発生した *Heterocapsa* sp. 赤潮発生期の環境特性とアコヤガイ斃死の特徴について．日水誌，**61**, 35–41.

Matsuyama, Y., K. Nagai, M. Ishimura, A. Nishimura, M. Yamaguchi, T. Uchida and T. Honjo, 1996: Biological and environmental aspects of noxious dinoflagellates red tides by *Heterocapsa circularisquama* in the west Japan. Harmful and Toxic Algal Blooms, Yasumoto, T., Oshima, Y and Fukuyo, Y. (Eds), Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Paris p. 247–250

Matsuyama, Y., T. Uchida and T. Honjo, 1997: Toxic effects of the dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on clearance rate of the blue mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **146**, 73–80.

Matsuyama, Y. and T. Uchida, 1997: Simplified method for measurement of clearance rate to assess the effect of microalgae on bivalve. Bull. Nansei. Natl. Fish. Res. Inst., **30**, 183–188.

Nagai, K., Y. Matsuyama, T. Uchida, M. Yamaguchi, M. Ishimura, A. Nishimura, S. Akamatsu and T. Honjo, 1996: Toxicity and LD_{50} levels of the red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on juvenile pearl oysters. *Aquaculture* **144**, 149–154.

Rosenberg, R., O. Lindahl and H. Blanck, 1988: Silent spring in the sea. *Ambio*, 17, 289–290.

Smayda, T. J. and T. Villareal, 1989: The 1985 "brown tide" and the open phytoplankton niche in Narragansett Bay during summer. In: E. M. Cosper, V. M. Bricelj, and E. J. Carpenter (eds.), *Novel Phytoplankton Blooms*, Springer-Verlag, NY, pp. 159–187.

Shumway, S. E., 1990: A review of the effects of algal blooms on shellfish and aquaculture. *J. World Aquaculture Soc.*, **21**, 65–104.

Strichland J. D. H. and T. R. Parsons, 1972: A practical handbook of seawater analysis. 2nd. Ed. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, **167**, 310 pp.

水産庁瀬戸内海漁業調整事務所，1996：平成7年瀬戸内海の赤潮.

田中勝久，1995：沿岸・河口域のリン循環過程におよぼす土壌物質の影響．南西水研研報，**28**, 73–119.

寺田和夫・池内仁・高山晴義，1987：冬季の周防灘で観察された *Gymnodinium nagasakiense*. 日本プランクトン学会報，**34**, 201–203.

杜田哲・阿保勝之・本城凡夫・山口峰生・松山幸彦，1993：迫間浦における *Gymnodinium* 赤潮の発生に及ぼす海水交換の影響．海岸工学論文集，**40**, 996–1000.

中国工業技術試験所，1986：瀬戸内海における海水交換速度及び負荷量影響度の研究．p. 41–42.

Uchida, T., Y. Matsuayama, M. Yamaguchi and T. Honjo, 1996: Growth interactions between a red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* and some other phytoplankton species in culture. Harmful and Toxic Algal Blooms, Yasumoto, T., Oshima, Y and Fukuyo, Y. (Eds), Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Paris, p. 369–372.

上嶋英機・橋本英資・山崎宗広・宝田盛康，1985：瀬戸内海と外洋水の海水交換．第23回海岸工学講演会論文集，p. 742–746.

山口峰生・本城凡夫，1989：有害赤潮鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* の増殖におよぼす水温，塩分および光強度の影響．日本水産学会誌，**55**, 2029–2036.

山口峰生，1994：*Gymnodinium nagasakiense* の赤潮発生機構と発生予知に関する生理生態学的研究．南西水研報，**27**, 251–394.

山口峰生，1995：広島湾における植物プランクトンの現存量と光合成速度の季節変化．南西水研研報，**28**, 63–72.

山口峰生，1995：新型赤潮生物の増殖に及ぼす水温と塩分の影響．渦鞭毛藻・ラフィド藻等新型赤潮の発生機構と予測技術の開発に関する研究，平成6年度研究報告書, 7–12.

山口峰生，1996：*Chattonella verruculosa* と *Heterocapsa circularisquama* の栄養塩利用特性．渦鞭毛藻・ラフィド藻等新型赤潮の発生機構と予測技術の開発に関する研究，平成7年度研究報告書，5–9.

山本千裕・田中義興，1990：福岡湾で発生した2種類の有害赤潮プランクトンについて．福岡水試研報，**16**, 43–44.

1997年1月13日受理 (Accepted January 13, 1997)
南西海区水産研究所業績 A 第62号 (Contribution No. A62 from the Nansei National Fisheries Research Institute)
松山幸彦：南西海区水産研究所　〒739-04　広島県佐伯郡大野町丸石 2-17-5 (Y. Matsuyama: Nansei National Fisheries Research Institute, 2-17-5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739-04, Japan)
木村淳：広島県広島農林事務所　〒730　広島市中区基町 10-52 (A. Kimura: Hiroshima Agriculture and forestry office, 10-52 Motomachi, Naka-ku, Hiroshima 730, Japan)
藤井斉：広島市水産振興協会　〒733　広島市西区商工センター 8-5-1 (H. Fujii: Hiroshima City Marine Products Promotion Foundation, 8-5-1 Shokosenter, Nish-ku, Hiroshima 733, Japan)
高山晴義：広島県水産試験場　〒737-12　安芸郡音戸町波多見 6-21-1 (H. Takayama: Hiroshima Prefectural Fisheries Experimental Station, 6-21-1 Hadami, Ondo, Aki, Hiroshima 737-12, Japan)
内田卓志：南西海区水産研究所　〒739-04　広島県佐伯郡大野町丸石 2-17-5 (T. Uchida: Nansei National Fisheries Research Institute, 2-17-5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739-04, Japan)

南西水研研報 (Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.), No. 30: 209–218 (1997)

海底堆積物からの栄養塩再生産過程に及ぼす底質・溶存酸素条件

神山　孝史・玉井　恭一・辻野　睦

Effects of sediment conditions and dissolved oxygen concentration of bottom seawater on nutrient regeneration processes from marine sediments

Takashi Kamiyama, Kyoichi Tamai and Mutsumi Tsujino

The effects of high and low concentrations of dissolved oxygen (DO) on nutrient fluxes from muddy and sandy sediments in Harima Nada were examined in terms of the change of nutrient concentrations in the supernatant seawater on the incubated sediments. The release of PO_4-P and NH_4-N under low DO conditions increased along the incubation periods while the increase of NO_3-N was observed under high DO conditions. The fluxes of DIN (Dissolved inorganic nitrogen = NH_4-N+NO_3-N+NO_2-N), PO_4-P and SiO_2-Si from muddy sediment were 1.8, –0.5, 130 mg・$m^{-2}d^{-1}$ under high DO conditions, respectively and 8.3, 3.5, 153 mg・$m^{-2}day^{-1}$ under low DO conditions, respectively. On the other hand, the fluxes of DIN, PO_4-P and SiO_2-Si from sandy sediments (11.6, 3.1 and 160 mg・$m^{-2}day^{-1}$ under high DO conditions, respectively and 36.0, 11.4 and 211 mg・$m^{-2}day^{-1}$ under low DO conditions, respectively) were higher than those from muddy sediments. This may be caused by higher activity of macrobenthos under aerobic conditions in sandy sediments where the benthic populations are more abundant than those in muddy sediments. Macrobenthos might play an important role on the nutrient regeneration from sandy sediment.

Key words: nutrient regeneration, benthic flux, dissolved oxygen, Harima Nada,

富栄養化が進行した内湾域では，赤潮発生が社会問題になっており，その形成機構を考慮する上で栄養塩類の動態を明らかにすることは重要である。内湾域に供給される栄養塩類の中で，海底から水塊に供給される窒素とリンの量は基礎生産要求量の 11-40% になると報告されており（Aller and Benninger 1981, Fisher *et al.* 1982, Bulleid 1984, Boynton and Kemp 1985, Hopkinson 1987），赤潮の発生等を含めた沿岸生態系の動態を考える上で，河川からの流入と共に海底から溶出する栄養塩類も重要な因子になっている（Kremer and Nixon 1978）。

海水流動の停滞する閉鎖海域では，夏季成層期に海底から溶出した栄養塩類が底層水中に蓄積し，気象等の変化にともなう一時的な水塊混合によって有光層に供給されると，植物プランクトン組成の変化や出現密度の増加を引き起こす。実際に，夏季成層期での水塊の鉛直混合が赤潮形成の主要因と考えられたケースが報告されている（柳 1982，松山ほか 1995）。一方，海水混合の盛んな海域では，海底から溶出する栄養塩類は底層水に蓄積することなく水塊内に拡散する。このような海域では，通常潮流が速いため海底は砂質となり，その表層には水中への溶出源となる有機物が少ない。また，溶出した栄養塩類は底層に蓄積することなく水平または鉛直的に直ちに拡散するため，水塊における濃度の上昇として現れにくい。これらのことから，砂質海底における栄養塩類の溶出量は比較的軽視されてきた（例えば，塩沢ほか 1984）。

播磨灘は瀬戸内海東部に位置する閉鎖海域で，灘の中・南部で海水交換が悪く，底層の貧酸素化が起こることがあるが（塩沢ほか 1984），東方の鳴門海峡と明石海峡あるいは西方の備讃瀬戸周辺のような潮流の影響を強く受ける海域も広く存在する。このように停滞域と混合域の両面をもつ本海域では，過去に *Chattonella* 属の種や *Gymnodinium mikimotoi* による大規模赤潮が頻発しており（水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 1996），これらの赤潮形成には，底泥から供給された栄養塩類が深く関与すると推察されている（柳 1982, 1984）。

本研究では，播磨灘における栄養塩類再生産の実態を把握するための基礎的知見を得るため，海底堆積物からの栄養塩類溶出に及ぼす底層水の酸素濃度および他の底質環境要因の影響について検討した。

材料と方法

調査点における海水環境と底質環境

調査及び実験試料採取は 1991年 7 月 20 日に播磨灘の 2 定点において南西海区水産研究所調査船しらふじ丸を用いて行った（Fig. 1）。Stn. 12 は水深約 35 m の泥質海底，Stn. 25 は水深約 26 m の砂質海底の調査点である。両調査点における水塊の鉛直構造を把握するため，各層の水温，塩分を TS 水質モニター（鶴見精器），溶存酸素濃度（DO）を DO メーター（YSI 社製）で測定した。また，各層のクロロフィル a 量をアセトン抽出による蛍光法（Holm-Hansen *et al.* 1965, Yentsh and Menzel 1963）および栄養塩類濃度を Strick and Persons（1968）の方法に準じて TrAAcs 800（BranLube 社）を用いて測定した。また，コアー採泥器（内径 3.5 cm）によって採取した 0–2 cm 層の堆積物試料の粒度組成，有機炭素量（TOC），全窒素量（TN），強熱減量（IL），水分含有率，硫化物量を定法（日本水産資源保護協会 1980）によって測定することにより，両調査点の底質環境状態を把握した。ただし，TOC と TN については，堆積物試料を塩酸処理した後（Sorensen 1984），CHN コーダー（柳本 MT-3）を用いて測定した。別に同じ内径のコアーで採取した 0–5 cm 層の堆積物試料からメイオベントス生息密度，スミスマッキンタイヤー採泥器（採泥面積 0.1 m^2）によって得られた堆積物試料からマクロベントスの生息密度，種類数および生物量を測定した。ここではメイオベントスを 1 mm 目合のフルイを通過しかつ 63 μm 目合のフルイに残る動物群と定義し，マクロベントスを 1 mm 目合のフルイに残る 1 個体当たり湿重 0.5 g 以下の動物群と定義した。

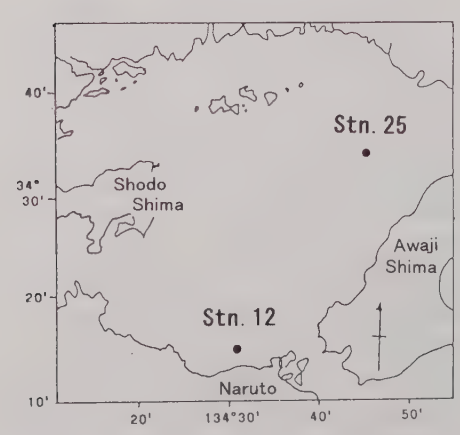


Fig. 1. The sampling locations in Harima Nada, the Seto Inland Sea of Japan.

海底堆積物からの栄養塩類溶出実験

Stn. 12 ではコアー採泥器（径 7.3 cm）で得られた海底泥と直上水をそのまま溶出実験試料としたが，Stn. 25 では砂質底のためコアーによる採泥が不可能であったので，SM 採泥器で採取した堆積物にコアーを差込み，バンドン採水器によって採取した底層水を静かに流し込んだものを溶出実験用試料とした。両点とも直上水を好気状態にした実験系（AIR 区）と貧酸素状態にした実験系（N_2 区）を採泥当日中にそれぞれ 3 本ずつ設定した（Fig. 2）。各コアーにはガラス管を取り付けたゴム栓で蓋をし，直上水に AIR 区のコアーには空気，N_2 区のコアーには窒素ガスをそれぞれ 1 分間当たり数 ml の流量で流入させた。暗状態にした恒温槽（23 ± 1°C）にこれらのコアーを静置し，直上水の DO を安定さ

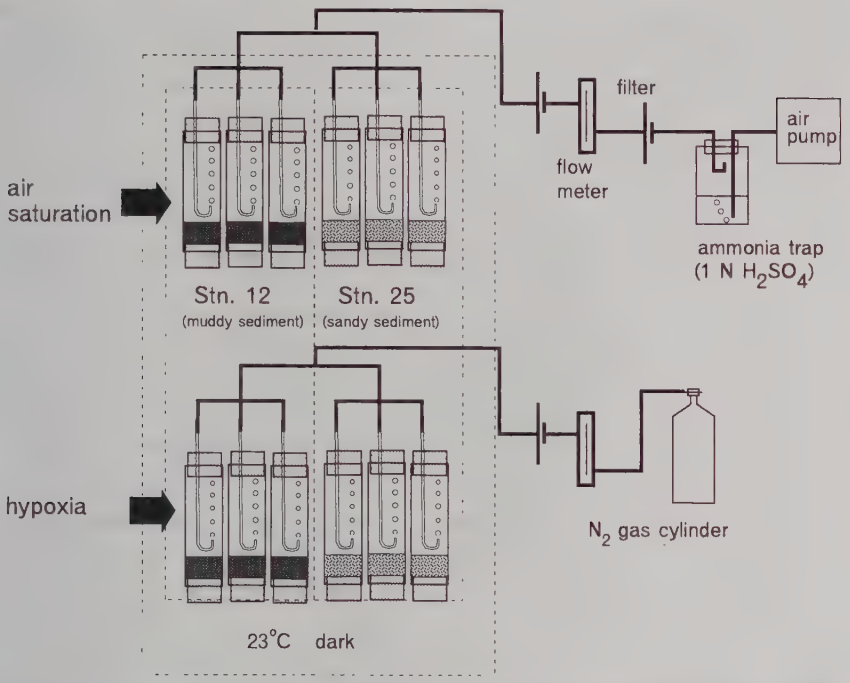


Fig. 2. Schematic diagram of core incubation experiments to measure nutrient fluxes from marine sediments under different dissolved oxygen conditions.

せた後，実験を開始した。実験設定直後および実験開始時および 0.5, 1, 2, 3, 4, 5 日目に直上水を採取し，濾過（ミリポアー HV フィルター：孔径 0.45 μ m）後，濾液を栄養塩類分析用試料として凍結保存した。栄養塩類として NH_4-N, NO_3-N, NO_2-N, PO_4-P および SiO_2-Si を上述の方法によって測定し，その変化で海底からの栄養塩類の溶出の実態を推察した。したがって，ここでの栄養塩類の溶出とは海底堆積物からの物理化学的な要因に由来するもの（海底表層からの拡散など）の他に，海底表層とその直上水中での生物的な要因（生物による無機化など）に由来するものも含むこととなる。

結　　果

現場調査

調査点の各層の水温と塩分は，Stn. 12 でそれぞれ 19.1～24.8°C，31.05～31.71 PSU の範囲，Stn. 25 でそれぞれ 21.4～25.5°C，30.60～31.38 PSU の範囲にあり，いずれの点でも 0 – 10 m 層に水温躍層がみられた（Fig. 3）。また，DO は両点とも全層で 5 ppm 以上あり，底層水の貧酸素化状況は観測されなかった。溶存無機態窒素（DIN = NH_4 - N + NO_3 - N + NO_2 - N），PO_4 - P, SiO_2 - Si は両点とも水温躍層以深で高くなったが，表層の栄養塩類濃度は非常に低く，特に Stn. 12 ではこの傾向が顕著であった（Fig. 4）。クロロフィル *a* 分布では中層に極大が認められ，植物プランクトンが栄養塩類の枯渇状態にある表層を避けて分布していると推察された。

両調査点の海底堆積物の物理，化学，生物的な環境特性を Table 1 に示した。Stn. 12 は泥分率，水分含量，有機物成分が高い泥質底，Stn. 25 はこれらの成分が低い砂質底の性状を示した。また，マクロベントスの生物量が泥質底よりも砂質底で 3 倍近く高いことが特徴的であった。

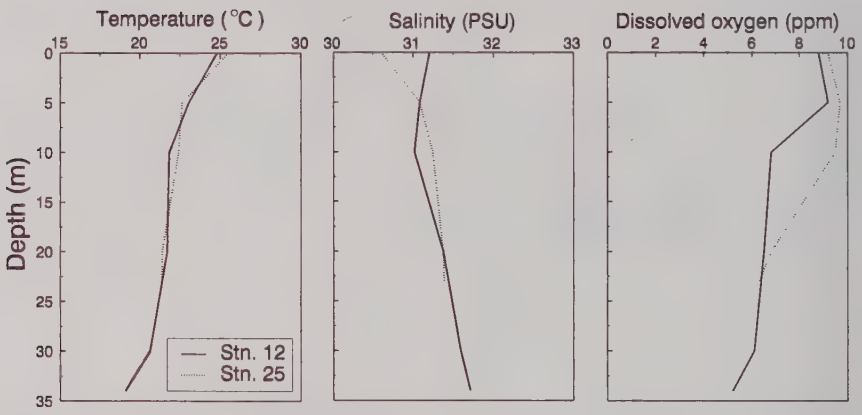


Fig. 3. Vertical profiles of temperature, salinity and dissolved oxygen (DO) in the water column at the sampling stations.

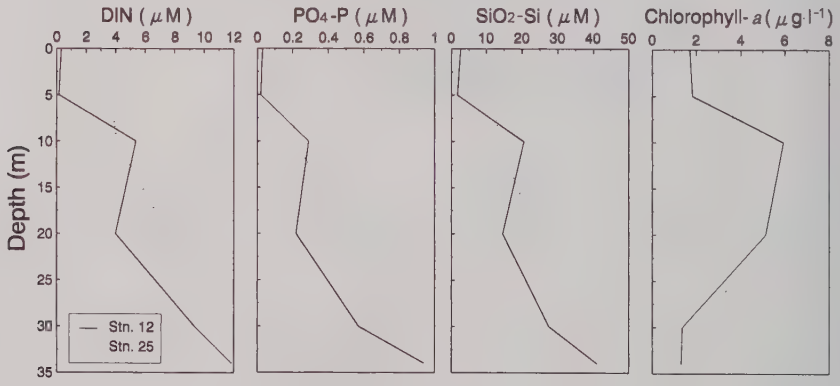


Fig. 4. Vertical profiles of nutrient and chlorophyll-*a* concentrations in the water column at the sampling stations.

Table 1. Characteristics of sediments at two stations in Harima Nada

	Stn. 12 (Muddy bottom)	Stn. 25 (Sandy bottom)
Total organic carbon (mg・g^{-1})	20.37	2.45
Total nitrogen (mg・g^{-1})	2.12	0.325
Carbon : Nitrogen	9.6	7.58
Water content (%)	74.4	25.8
Total sulfide (mg・g^{-1})	0.06	0
Ignition loss (%)	11.92	4.76
Mud content (%)*1	96.33	7.85
Macrobenthos		
Biomass (g・0.1 m^{-2})	2.44	6.73
Species number (No.・0.1 m^{-2})	9.5	47
Meiobenthos		
Density (ind・10 cm^{-2})	1390	710

*1 Finer than 63 μm in diameter

溶出実験

各コアー内のDOは，実験設定時にStn. 12で5.4～6.2 ppm，Stn. 25で6.0～7.7 ppmであったが，実験中はともにAIR区で7.0～8.2 ppm，N_2区で0.2～1.1 ppmの範囲にあった。

DINの中でNO_2-Nは実験開始後両区とも減少したが，DOの差による変化の違いは明瞭ではなかった。しかし，NO_3-NとNH_4-Nでは好気状態と貧酸素状態とで異なる変化が現れた（Fig. 5）。NO_3-NはAIR区では両試料とも実験開始後から直線的に増加したが，N_2区では逆に両試料とも実験開始後から3日目まで減少し，その後，低い値のまま推移した。一方，NH_4-NはAIR区で終始低い値で推移していたのに対し，N_2区では2日目まで直線的に増加し，その後，傾きが若干緩やかになる傾向を示した。ただし，Stn. 25の1本のコアーについては同地点の他の2本に比べ大型生物の死後分解の影響が著しく強く表れたように推察されたため，その値を除去している。また，PO_4-PもNH_4-Nと同様に貧酸素状態でよく溶出する傾向にあった。SiO_2-SiはN_2区で若干高い値で推移する傾向を示したが，ともに1～2日目まで直線的に増加し，その後傾きが緩やかになった。各栄養塩類の濃度変化からそれぞれの積算溶出量を導くと，ほぼ栄養塩類濃度の変化と同じような傾向を示した（Fig. 6）。どの項目の積算溶出量も概して2日目まで直線的に増加した。

Stn. 12，Stn. 25の各項目の溶出速度を0～2日目までの積算溶出量の推移から求めた。その結果，N_2区におけるDIN，PO_4-PおよびSiO_2-Siの平均溶出速度はStn. 12でそれぞれ8.3，3.5，153 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$となり，Stn. 25でそれぞれ36.0，11.4，211 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$となった（Table 2）。AIR区における上記3項目の平均溶出速度はStn. 12でそれぞれ1.8，–0.5，130 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$となり，Stn. 25でそれぞれ11.6，3.1，160 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$となった。

考　　察

本溶出実験での堆積物直上水中の，NO_3-NとNH_4-Nの濃度変化は，堆積物表面での物理的拡散による溶出とともに，好気状態でのNH_4-NからNO_3-Nへの酸化反応，貧酸素状態でのNO_3-NからNH_4-Nへの硝酸還元が起きていることを表している。Balzer（1984）はチャンバー型の現場溶出測定装置で海底からの栄養塩類溶出量を長期間測定し，好気条件から嫌気条件へ変化する際にチャンバー内部のNO_3-Nの減少とNH_4-Nの急激な増加が起こることを報告した。また，城ほか（1984）は，大阪湾において好気条件で底層水の酸化反応が進行するが，AOU（Apparent Oxygen Utilization = 飽和DO値 – 実測DO値）が約4 ppm以上の強い貧酸素状態の時，底層水のNH_4-Nの酸化反応は起きないと述べている。

海底からのリンの溶出は，底泥表層のリンの吸着と遊離，物理的拡散，生物による代謝等に起因すると考えられる。特に貧酸素環境でのリンの溶出は，底泥表面に豊富に存在するリン酸第2鉄が還元状態になるとH_2Sと反応して可溶性のリン酸第1鉄に還元され，遊離したリン酸イオンが水中に放出されることによって起こると考えられている（Sugawara *et al.* 1957）。有機汚染の進行した内湾で，現場底層水のAOUが高くなるとPO_4-P濃度が増加する現象（城 1984，川名ほか 1986）は，このプロセスによって海底からのリンの溶出が促進されることを裏付けている。本実験では貧酸素条件でいずれの試料でも実験中にリンの溶出量の増加が確認され，海底表層で吸着されたリンの遊離が起きたと考えられる。ただし，有機物量が少ない砂質堆積物でPO_4-Pの溶出量が増加した現象は，上記プロセスにおける増加というよりは貧酸素条件で死亡した生物の分解に伴うPO_4-Pの増加が大きかったためといえる。また，好気条件における砂質堆積物からのPO_4-Pの溶出量が大きく増加した原因は，後述するように生物の代謝活動に由来するものと推察される。

本実験で得られた溶出速度は人為的に酸素濃度を調整した時の値であり，そのまま現場海域での実態とすることはできないが，播磨灘（リンとして 8.1–45.5 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$；塩沢ほか 1984），大阪湾（窒素として10–60 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$，リンとして2–57 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$；城 1986），広島湾（窒素として3.7–53.7 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$，リンとし

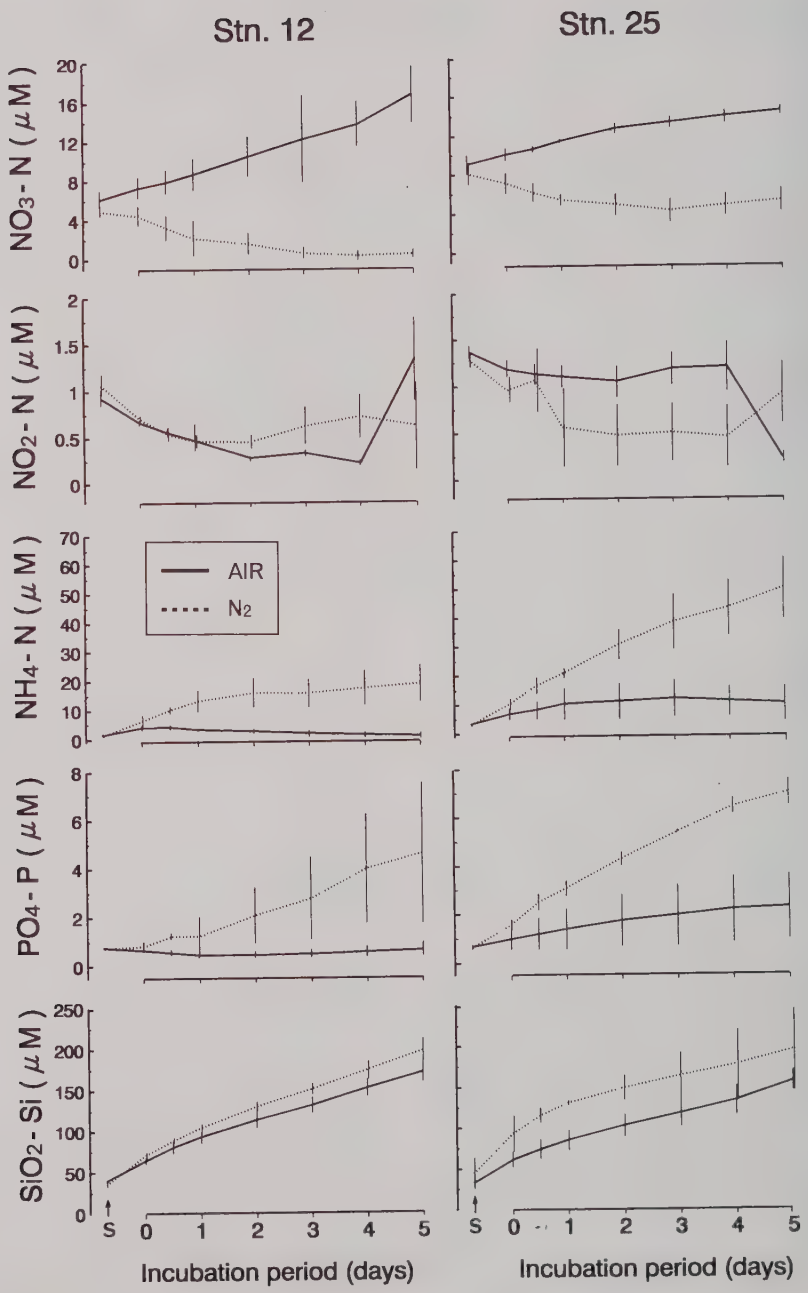


Fig. 5. Change of nutrient concentrations in supernatant seawater on sediments in the core incubation expeirments. Continuous lines and dotted lines denote nutrient concentrations under air saturated conditions and under hypoxic conditions, respectively. S represents the concentration when the experiment was set. Vertical lines indicate standard deviation of the mean (n = 3).

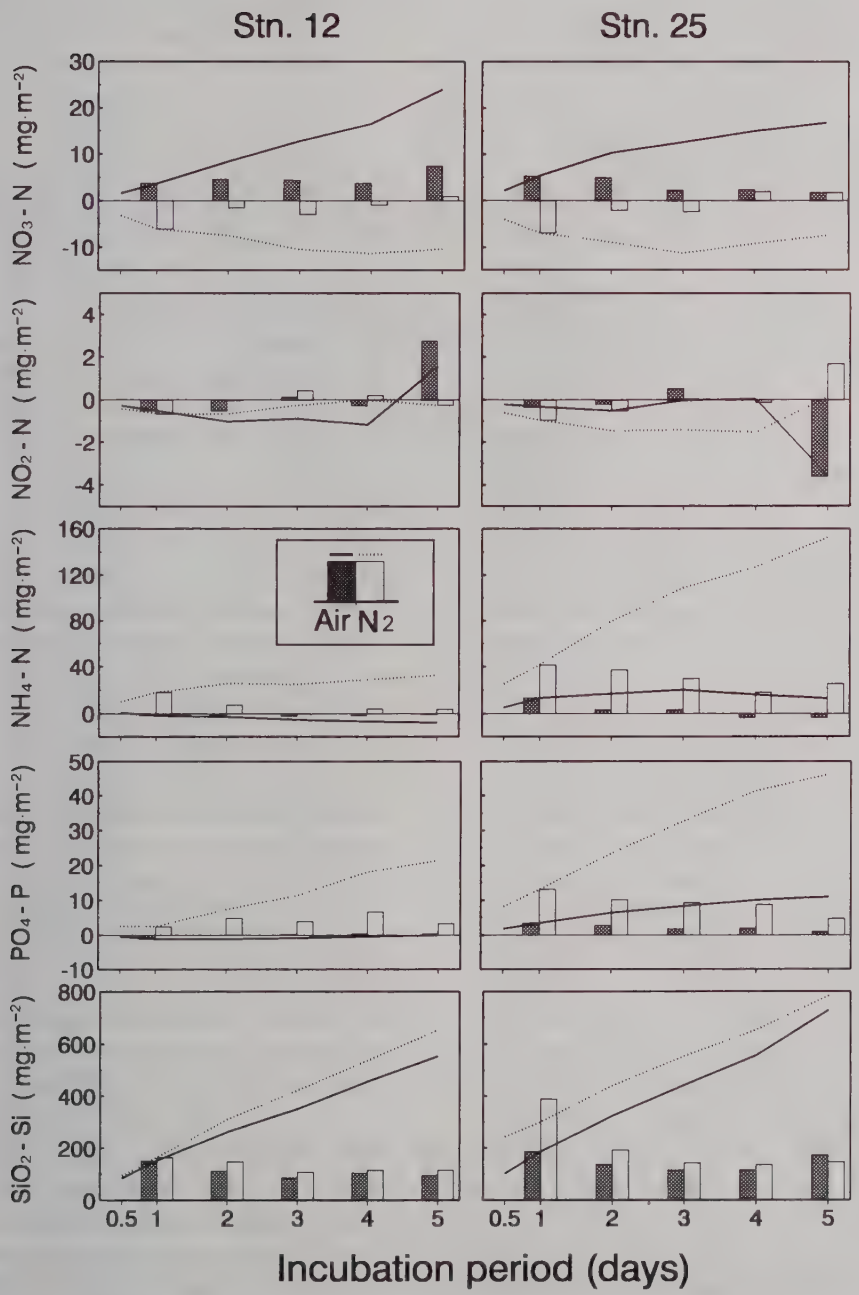


Fig. 6. Change of increasing nutrient amounts in the core incubation experiments. The column bars indicate the increase of nutrient in each day and the lines indicate cumulative nutrient amounts released from the sediments. Continuous lines and dotted lines denote nutrient concentrations under air saturated conditions and under hypoxic conditions, respectively.

Table 2. Benthic nutrient fluxes measured in the present experiment

	Stn. 12 (Muddy bottom)		Stn. 25 (Sandy bottom)	
	High oxygen	Low oxygen	High oxygen	Low oxygen
	Mean ± SD ($mg \cdot m^{-2}day^{-1}$)			
DIN	1.8 ± 1.1	8.3 ± 4.9	11.6 ± 9.9	36.0 ± 9.8
PO_4-P	–0.5 ± 0.2	3.5 ± 3.3	3.1 ± 2.7	11.4 ± 0.1
SiO_2-Si	130 ± 16	153 ± 10	160 ± 19	211 ± 138

て –0.9–17.2 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$；Seiki *et al.* 1989）での実測値と比較すると，今回の窒素，リンの溶出速度（それぞれ，貧酸素条件で 8.3–36，3.5–11.4 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$，好気条件で 1.8–11.6，–0.5–3.1 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$）は若干低めであるが現実的な値である。瀬戸内海におけるケイ素の溶出速度の実測値はほとんどないが，本実験での測定値（貧酸素条件で 153–211 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$，好気条件で，130–160 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$）は夏季のナラガンセット湾での実測値（176–232 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$；Elderfield *et al.* 1981）やポトマック川河口域での実測値（56–532 $mg \cdot m^{-2}day^{-1}$；Callender and Hammond 1982）の範囲内に含まれる。今回の SiO_2-Si の溶出速度は貧酸素状態の方が若干高いが，それぞれ 3 つの測定値の幅や 5 日間の総溶出量から判断して，明瞭な差とはいえない。底泥からの珪酸の溶出は底層水の酸素濃度には影響されないといわれ（Yamada and D'Elia 1984），今回の両実験区の SiO_2-Si の溶出実態と一致している。

砂質底で実測した窒素とリンの溶出速度が泥質底の値に比べて低くなることは Fisher *et al.*（1984）や Sundback *et al.*（1991）が報告している。しかし，今回の結果はこれとは逆に砂質堆積物で高い溶出速度が認められた。砂質底である Stn. 25 の底質には窒素やリンの溶出の基盤となる有機物成分が少ないという特徴があるが，マクロベントスの生物量が豊富であった（Table 1）。海底から溶出する栄養塩類は，底生生物の存在でかなり大きく変動すると思われる。特に人工的に作られた貧酸素状態では，底生生物の死後分解によって生成した NH_4-N やリンが栄養塩類動態を大きく左右したと考えられ，現実的な値として評価するには注意が必要である。一方，好気状態では，生きた底生生物が海底からの栄養塩類溶出に及ぼす影響が大きいと考えられる。Lyons *et al.*（1982）および Callender and Hammond（1982）は海底泥の間隙水栄養塩の鉛直プロファイルから底層水への溶出速度をもとめた結果が現場での実測値よりも低くなるという現象を報告し，底生生物が栄養塩類溶出に大きな影響を及ぼしていると解釈した。また，Yamada and Kayama（1987）はシズク貝が海底からの窒素の溶出過程に及ぼす影響について検討し，その代謝活動と生物撹拌（bioturbation）による影響が大きいことを示した。今回の好気条件における砂質底からの高い栄養塩類溶出速度は，底生生物の代謝および活動によるものと解釈され，底生生物が豊富に存在する砂質底における栄養塩類の溶出の重要性を示唆している。

本実験では貧酸素と好気状態での泥質および砂質海底堆積物からの栄養塩類の溶出の実態を調べ，砂質底でさえも泥底域以上の溶出が起こることを確認した。我が国沿岸の海底からの栄養塩類溶出を見積った知見の多くは泥底域での測定値によるもので，溶出基盤となる有機物の少ない砂質域での栄養塩類溶出量はこれまで軽視されてきた。今回の好気状態における砂質域での栄養塩類の溶出が実際に現場海域で起こっているとすると，播磨灘全域での栄養塩類溶出の推定には砂質域でのデータも考慮する必要があろう。また，これまでの我が国内湾域に関する研究では窒素とリンの溶出が重視され，ケイ素の溶出の実測例がほとんどない。海底からのケイ素の溶出は，高水温で促進され酸素濃度に影響を受けないことから（Yamada and D'Elia 1984），夏季には広範囲の海域で常時起きていると考えられる。ケイ素は珪藻類の重要な栄養源であり，河川からの供給が減少する時期には，

海底から溶出するケイ素が珪藻類の動態に大きな影響を及ぼすと考えられる。

謝　辞

本研究をまとめるにあたり貴重なご意見を頂いた赤潮環境部長　前田昌調博士，同部漁場保全研究室長　有馬郷司氏に深く感謝の意を表します。また，現場調査の際に多大なご協力を頂いたしらふじ丸乗組員の方々に厚くお礼申し上げます。本研究は，環境庁国立機関公害防止等試験研究費による「有害赤潮の生態学的制御による被害防除技術の開発に関する研究」の一部として行われた。

文　献

Aller, R. C. and L. K. Benninger, 1981: Spatial and temporal patterns of dissolved ammonium manganese, and silica fluxes from bottom sediments of Long Island Sound, U. S. A. *J. Mar. Sci.*, **39**, 295–314.

Balzer, W., 1984: Organic matter degradation and biogenic element cycling in a nearshore sediment (Kiel Bight). *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 1231–1246.

Boynton, W. R. and W. M. Kemp, 1985: Nutrient regeneration and oxygen consumption by sediments along an estuarine salinity gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **23**, 45–55.

Bulleid, N. C., 1984: Deoxygenation and remineralization above the sediment-water interface; an *in situ* experimental study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **19**, 15–25.

Callender, E. and D. E. Hammond, 1982: Nutrient exchange across the sediment-water interface in the Potomac River estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **15**, 395–413.

Elderfield, H., N. Luedtke, R. J. McCaffrey and M. Bender, 1981: Benthic flux studies in Narragansett Bay. *Am. J. Sci.*, **281**, 768–787.

Fisher, T. R., P. R. Carlson and R. T. Barber, 1982: Sediment nutrient regeneration in three North Carolina estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **14**, 101–116.

Holm-Hansen, O., C. J. Lorenzen, R. W. Holmes and J. D. H. Strickland, 1965: Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **30**, 3–15.

Hopkinson, C. S., 1987: Nutrient regeneration in shallow-water sediments of the estuarine plume region of the nearshore Georgia Bight, USA. *Mar. Biol.*, **94**, 127–142.

城　久，1986：大阪湾における富栄養化の構造と富栄養化が漁業生産におよぼす影響について．大水試研報，**7**, 1–174.

城　久・矢持　進・安部恒之・河合　章，1984：大阪湾の貧酸素底層水における無機栄養塩濃度について．日水誌，**50**, 1693–1700.

川名吉一郎・星加　章・谷本照己，1986：堆積物境界面をめぐる諸問題―瀬戸内海―．*La Mer*, **24**, 81–88.

Kremer, J. N. and S. W. Nixon, 1978: A coastal marine ecosystem simulation and analysis. Springer-Verlag, Berlin［中田喜三郎　監訳，1987：沿岸生態系の解析．生物研究社，東京，227 pp.

松山幸彦・永井清仁・水口忠久・藤原正嗣・石村美佐・山口峰生・内田卓志・本城凡夫，1995：1992年に英虞湾において発生した *Heterocapsa* sp. 赤潮発生期の環境特性とアコヤガイ斃死の特徴について．日水誌，**61**, 35–41.

Lyons, W. B., T. C. Loder and S. M. Murray, 1982: Nutrient pore water chemistry, Great Bay, New Hampshire: benthic fluxes. *Estuar.*, **5**, 230–233.

日本水産資源保護協会，1980：新編　水質汚濁調査指針．恒星社厚生閣，東京，430 pp.

Seiki, T., H. Izawa and E. Date, 1989: Benthic nutrient remineralization and oxygen consumption in the coastal area of Hiroshima Bay. *Wat. Res.*, **23**, 219–228.

塩沢孝之・川名吉一郎・山岡到保・星加　章・谷本照己・滝村　修，1984：瀬戸内海における海水中の汚染物質の分布と底質からの溶出．中国工業技術試験所報告，**21**, 13–43.

Sorensen, J., 1984: Carbon and nitrogen determinations of carbonate-containing solids. *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 657–663.

Strickland, J. D. H. and T. R. Parsons, 1968: A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, **167**, 81–86.

Sugawara, K., T. Koyama and E. Kayama, 1957: Recovery of precipitated phosphate from lake muds related to sulfate reduction. *J. Earth Sci., Nagoya Univ.*, **5**, 60–67.

水産庁瀬戸内海漁業調整事務所，1996：平成7年瀬戸内海の赤潮，54 pp.

Sundback, K., V. Enoksson, W. Graneli and K. Pettersson, 1991: Influence of sublittoral microphytobenthos on the oxygen and nutrient flux between sediment and water: a laboratory continuous-flow study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **74**, 263–279.

Yamada, S. S. and C. F. D'Elia, 1984: Silicic acid regeneration from estuarine sediment cores. *Mar. Ecol.*

Prog. Ser., **18**, 113–118.

Yamada, H. and M. Kayama, 1987: Liberation of Nitrogenous compounds from bottom sediments and effect of bioturbation by small bivalve, Theora lata (Hinds). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **24**, 539–555.

柳 哲雄，1982：播磨灘の赤潮発生機構に関する一考察．海洋環境特性と赤潮発生に関する基礎研究．環境科学研究報告書 B148-R14-8, 121–126.

柳 哲雄，1984：播磨灘赤潮発生年の海況の特徴．海洋科学，**16**, 56–59.

Yentsch, C. S., and D. W. Menzel, 1963: A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, **10**, 221–231.

1997年 1 月13日受理 (Accepted on January 13, 1997)

南西海区水産研究所業績 A 第63号 (Contribution No. A63 from the Nansei National Fisheries Research Institute)

神山孝史・辻野 睦：南西海区水産研究所赤潮環境部 〒739–04 広島県佐伯郡大野町丸石 2 17–5 (T. Kamiyama and M. Tsujino: Nansei National Fisheries Research Institute, 2–17–5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739–04, Japan)

玉井恭一：農林水産省水産庁 〒100 東京都千代田区霞ヶ関 1–2–1 (K. Tamai: Fisheries Agency of Japan, 1–2–1 Kasumigaseki, Chiyoda, Tokyo 100, Japan)

BULLETIN OF NANSEI NATIONAL FISHERIES RESEARCH INSTITUTE

is issued each year with one or two numbers. All communications relating to this Bulletin should be addressed to Director. Exchange of publication will be highly appreciated.

Address

The Nansei National Fisheries Research Institute
Director & Administrative Section
Inland Sea Resources Management Division
Resources Enhancement Division
Red Tide Research Division
Maruishi 2–17–5, Ohno-cho, Saeki-gun,
Hiroshima, JAPAN

Pacific Coast Research Division
Sanbashidori 6–1–21, Kochi-shi,
Kochi, JAPAN

〔非売品〕

1997年 3 月 20 日 印 刷　　1997年 3 月 20 日 発 行

発 行 者　広島県佐伯郡大野町丸石 2−17−5
水産庁南西海区水産研究所
會 澤 安 志

印 刷 所　大 学 印 刷 株 式 会 社

Toshinobu Terawaki, Toshihiro Shigeta and Shogo Arai: Vegetation on Sandy Substrata in Relation to Sediment Disturbance in Hiuchi-Nada ····· 163
Ichiro Imai and Mineo Yamaguchi: Abundance and Productivity of Bacteria in Osaka Bay, Eastern Seto Inland Sea, Japan ····· 173
Yukihiko Matsuyama and Takuji Uchida: Simplified Method to Measure the Clearance Rate of Bivalve Fed on Microalgae ····· 183
Yukihiko Matsuyama, Atsushi Kimura, Hitoshi Fujii, Haruyoshi Takayama and Takuji Uchida: Occurrence of a *Heterocapsa circularisquama* Red Tide and Subsequent Damages to Shellfish in Western Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan in 1995 ····· 189
Takashi Kamiyama, Kyoichi Tamai and Mutsumi Tsujino: Effects of Sediment Conditions and Dissolved Oxygen Concentration of Bottom Seawater on Nutrient Regeneration Processes from Marine Sediments ····· 209

No.30

BULLETIN OF NANSEI NATIONAL FISHERIES RESEARCH INSTITUTE

Contents

Naoaki Kono, Yukio Hanamura, Yuho Nishiyama and Masaaki Fukuda: Changes in the Age Composition of Japanese Spanish Mackerel, *Scomberomorus niphonius*, in the Western Seto Inland Sea, Japan 1

Keiichi Nomura, Hideo Sakaji and Hiroshi Horikawa: Life History of the Paintpot Cuttlefish, *Metasepia tullbergi* Appellöf, 1886 (Cephalopoda, Sepiidae) in Tosa Bay, Pacific Coast of Central Japan 9

Hideo Sakaji and Ken-Ichi Hayashi: First Record of Penaeid Shrimp *Metapenaeopsis gallensis* from Japanese Waters 15

Noriyuki Koizumi: Quantitative Methods for the Assessment of Effects of Human Activities on Fish Resources 21

Ryozo Sato, Naoaki Kamiya, Kazuhiro Okada and Hideaki Koie: Investigation of Genotypic Segregation Ratio of PGM, IDH and MDH Isozymes in Ocellate Puffer, *Takifugu rubripes* 91

Nobuhiro Suzuki: Histological Study on Intersexual Gonads Observed in Wild Tiger Puffer, *Takifugu rubripes* 101

Hironori Usuki, Masami Hamaguchi and Hiroko Ishioka: Long-Term Cryopreservation of Pacific Oyster, *Crassostrea gigas*, Sperm 115

Goro Yoshida, Toshinobu Terawaki, Koji Yoshikawa and Satoshi Arima: Early Growth and Mortality of Autumnal-fruiting Type of *Sargassum horneri* (Phaeophyta) in Ohno-seto Strait, Hiroshima Bay 125

Goro Yoshida, Shogo Arai and Toshinobu Terawaki: Effects of Irradiance and Temperature on the Germling Growth of *Sargassum macrocarpum* (Phaeophyta) from Ohno-seto Strait, Hiroshima Bay 137

Koji Yoshikawa: Effect of the Supply of Mature Thalli and the Shelter Methods on the Bed Formation of *Sargassum giganteifolium* YAMADA 147

(Contents continued on inside back cover)

OHNO, HIROSHIMA, JAPAN March 1997